MBL/WHOI
0 0301 0010938 5

DIE

ELEMENTARSTRUCTUR

UND DAS

WACHSTHUM DER LEBENDEN SUBSTANZ.

VON

von

Dr. JULIUS WIESNER

ORD. ÖFF. PROFESSOR DER ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN UND DIRECTOR DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS AN DER K. K. WIENER UNIVERSITÄT, WIRKL. MITGLIED DER KAISERL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN ETC.

WIEN 1892

ALFRED HÖLDER

K. u. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

ROTHENTHURMSTRASSE 15.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

7232

SEINEM ILLUSTREN LEHRER UND COLLEGEN,

HERRN

ERNST von BRÜCKE

K. K. HOFRATH,

EM. ORD. ÖFF. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER K. K. WIENER UNIVERSITÄT,

WIRKL. MITGLIED DER KAISERL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN,

LEBENSLÄNGL. MITGLIED DES HOHEN HERRENHAUSES DES ÖSTERR. REICHSRATHES,

ETC. ETC.

IN DANKBARER VEREHRUNG GEWIDMET

VOM

VERFASSER.

VORWORT.

Diese Schrift beschäftigt sich zunächst mit der Elementarstructur der Organismen.

Als Resultat meiner Studien über diese von mancher Seite noch für unlösbar gehaltene, jedenfalls sehr schwierige Frage ergab sich vor allem eine neue und, wie ich glaube, naturgemässe Formulirung des Gesetzes von der Einheit im inneren Baue des Organismus, welche es ermöglicht, alle lebenden Bestandtheile der Zelle, so heterogen dieselben auch erscheinen mögen, und den Organismus überhaupt, auf eine letzte, mit den Attributen des Lebens versehene Einheit zurückzuführen.

Die Möglichkeit der Existenz solcher letzter lebender Einheiten des Organismus ist zuerst von jenem grossen Meister der physiologischen Forschung eingeräumt worden, dem die folgenden Blätter gewidmet sind.

Als weiteres Resultat meiner Studien über die elementare Structur der lebenden Wesen ergab sich eine neue und, wie ich hoffen darf im Vergleiche zur herrschenden, naturgemässere Auffassung des organischen Wachsthums.

Auf den vielverschlungenen Wegen meiner Untersuchungen über die Elementarstructur und über das Wachsthum der lebenden Substanz trat mir manches scheinbar ausserhalb des Rahmens meiner Aufgabe gelegene Problem entgegen, zu dessen Lösung ich im Nachfolgenden

einige Beiträge bringe. In diesem Sinne fügen sich in den Text und in die Noten Bemerkungen ein über die Grenzen der organischen Theilbarkeit, über Vererbung, über die Physiologie des Generationswechsels und der Adventivbildungen, über Parasitismus u. a. m.

Da dieses Buch zum Theile Gegenstände von allgemein naturwissenschaftlichem Interesse behandelt, und deshalb über den Kreis der Botaniker und vielleicht auch der Zoologen hinaus Leser finden dürfte, so habe ich dasselbe in eine jedem Naturforscher verständliche Form gebracht.

Wien, im Juli 1891.

J. Wiesner.

INHALT.

	Seite
Vorwort	V
Einleitung	1
Erstes Capitel. Geschichte und Kritik der bisher unternommenen Versuche, den elementaren Bau und das Wachsthum der lebenden Substanz aufzuklären	19
Zweites Capitel. Die Bedeutung der Theilung für das Leben und die Grenzen der Theilungsfähigkeit der lebenden Substanz	80
Drittes Capitel. Die Elementarstructur der Organismen	129
Viertes Capitel. Das Wachsthum	193
Schlussbetrachtungen	257
Sach- und Namenregister	280

Einleitung.

In the first place, then, I remark, that, to the formation of science, two things are requisite; — facts and ideas; observation of things without, and an inward effort of thought; or, in other words, sense and reason.

W. Whewell, History of the inductive Sciences.

Wenn auch der Einzelne, seiner inneren Natur entsprechend, sich mit positiver Forschung begnügen und auf speculative Verzicht leisten mag, so ist es doch klar, dass der Wissenschaft als solcher dies nicht gestattet ist.

Kekulé, Die wissenschaftl. Leistungen und Ziele der Chemie.

Wie ist die elementare Structur der lebenden Wesen beschaffen, und in welcher Art erfolgt das Wachsthum der lebenden Substanz?

Dies sind die beiden Hauptfragen, an deren Lösung heranzutreten auf den folgenden Blättern versucht werden soll.

Eine genaue Präcisirung beider Fragen würde den Rahmen dieser blos zur vorläufigen Orientirung über das gesteckte Ziel bestimmten Einleitung überschreiten. Es dürfte genügen, diese beiden Probleme kurz und unzweideutig zu charakterisiren.

Gleich Brücke sehe ich in der Zelle und in deren bis jetzt sichtbar gemachten lebenden Theilen das Wesen der Organisation nicht erschöpft. Zwischen dem jetzt schon erkennbaren Bau der Organismen und der allen Substanzen zukommenden Molecularstructur liegt eine Organisation einfachster Art und diese ist es, welche ich als Elementarstructur bezeichne. Es wird also hier unter Organisation

eine specifische, nämlich nur den lebenden Wesen eigenthümliche, für Lebenszwecke bestimmte Structur zu verstehen sein. Unter Wachsthum begreife ich in erster Linie eine auf Organisationsänderung beruhende Volumszunahme des Organismus und aller seiner lebenden Theile.

Aus dieser Elementarstructur werde ich das Wesentliche des organischen Wachsthums ableiten und, wie ich hoffe, in einer den Thatsachen angemesseneren Weise, als unter Annahme einer uns völlig unbekannten Molecularstructur der lebenden Substanz und als überhaupt unter Annahme lediglich jener Vorgänge, welche bei dem Aufbaue eines Krystalls oder eines amorphen Körpers betheiligt sind.

Durch diese kurzen Bemerkungen ist auch der Zusammenhang angedeutet, welcher zwischen den beiden oben genannten Hauptaufgaben dieses Buches besteht.

Der innere Bau der Organismen lässt sich innerhalb sehr weiter Grenzen durch die unmittelbare Beobachtung verfolgen. Ein Gleiches gilt auch bezüglich des Wachsthums der organischen Wesen und ihrer sichtbaren Theile. Wir finden die Organe aus Geweben, diese aus Zellen zusammengesetzt und können in letzteren noch lebende Theile unterscheiden. Wir vermögen messend den räumlichen und zeitlichen Verlauf des Wachsthums zu verfolgen, können auf dem Wege der Beobachtung die Abhängigkeit des Wachsthums von äusseren Einflüssen feststellen u. a. m. Aber die letzten Stufen der Organisation wahrzunehmen, ist uns ebenso versagt, wie direct in das Wesen des organischen Wachsthums einzudringen.

Wie wir auf empirischem Wege die Thatsachen der organischen Structur und des Wachsthums gefunden haben, lernten die Physiker den Gang der Lichtstrahlen, die einfache und doppelte Brechung des Lichtes und viele andere vereinzelte Thatsachen der Optik kennen. Aber das Wesen des Lichtes und der Zusammenhang der Lichtphänomene blieb dem Auge des Physikers so lange verschlossen, bis es gelang, eine rationelle Vorstellung über die Natur des Lichtes zu gewinnen, deren Werth sich desto mehr steigerte, je vollkommener sie im Einklange mit den Thatsachen befunden wurde und je sicherer

sie die Erscheinungen erklärte. Ein erklärendes Vorbild war es, welches die Grundlage der Undulationshypothese bildete. Ein Gleiches gilt für jede naturwissenschaftliche Hypothese.

In ähnlicher Lage, wie der Physiker vor Aufstellung einer rationellen Lichthypothese, befinden wir uns, wenn wir aus den Bruchstücken unserer Erfahrungen die Elementarstructur der Organismen ableiten und uns das Wesen des organischen Wachsthums klar machen wollen. Auch wir bedürfen eines erklärenden Vorbildes, welches, allerdings angelehnt an unsere Erfahrung, aber doch immerhin erdacht werden muss.

Die meisten der heute lebenden Naturforscher stehen auf dem Standpunkte strengster Empirie; sie gönnen der Untersuchung nur ein Recht innerhalb der Grenzen der Erfahrung und perhorresciren die Einführung von Ideen, soferne dieselben nicht das Product einer durch die Beobachtung gesicherten Erfahrung bilden. So lange das Erfahrungswissen noch mangelhaft, durch die unmittelbare Beobachtung oder durch das Experiment sichtlich der Vervollkommnung fähig ist, bewährt sich dieser Standpunkt als der einzig richtige. Wird derselbe zu frühzeitig verlassen und beginnen vor Erwerbung genügender Kenntnisse die Naturforscher zu speculiren, statt zu beobachten, so stellt sich bald jener verderbliche Zustand der Forschung ein, der zu Schelling's Zeiten jede Weiterentwicklung zu hemmen drohte. Allein es kann auch die empirische Forschung zu weit getrieben werden. Werden die Bausteine der Erfahrung nur in einemfort und planlos aus dem Fels gehauen, so entsteht schliesslich doch nur ein Chaos, welches das Auge verwirrt; und jeder logische Kopf muss dann das Bedürfniss nach übersichtlicher Anordnung und schliesslicher Verwerthung des aufgehäuften Baumateriales empfinden. So müssen wohl, da der gesunde Sinn der Forscher sich früher oder später immer Bahn brechen wird, mit einer gewissen Nothwendigkeit in jedem Gebiete der Naturforschung Perioden strenger Empirie mit solchen abwechseln, in welchen der theoretischen Untersuchung ein grösserer Spielraum gegönnt ist.

Unser empirisches Detailwissen über den Bau der Organismen hat sich so enorm gehäuft, dass mir eine theoretische Behandlung

dieses Stoffes als ein durch den natürlichen Entwicklungsgang der Forschung gebotenes Erforderniss erscheint. Eine solche aus theoretischen Gesichtspunkten unternommene Bearbeitung wird bei einer logischen Durchdenkung der Thatsachen nicht stehen bleiben dürfen. Wie auf allen anderen Gebieten der Untersuchung, wird auch hier eine Hypothese oder, wie ich früher sagte, ein erläuterndes Vorbild aufgestellt werden müssen, um die vielfach nur lose nebeneinander liegenden Thatsachen zu verknüpfen, und um zu neuer, planmässiger empirischer Forschung anzuregen.

Ich wage, innerhalb bescheidener Grenzen, diesen Versuch, und indem ich nach mehr als dreissigjähriger unverdrossener empirischer Arbeit auf dem Gebiete der Anatomie und Physiologie der Pflanzen mit einer lange vorbereiteten Arbeit hervortrete, welche vornehmlich den Zweck hat, einige neue Ideen in die Lehre von dem inneren Baue und dem Wachsthume der Organismen einzuführen, glaube ich mir einiges Recht erworben zu haben, manche Fragen aus einem höheren Gesichtspunkte als aus dem des Detailforschers betrachten zu dürfen. Wenn ich trotzdem meinen Standpunkt vertheidige, so geschieht es in der guten Absicht, die Behauptung jener grossen Mehrzahl unter den Naturforschern zu entkräften, welche für alle Zeiten der thatsächlichen Beobachtung das alleinige Recht zusprechen, in Sachen der Naturforschung als wissenschaftliches Werkzeug gebraucht werden zu dürfen. Ich glaube die Berechtigung meines Standpunktes nicht besser begründen zu können, als unter Hinweis auf die Worte des Geschichtsschreibers der inductiven Wissenschaften, welche ich an die Spitze dieser Einleitung gestellt habe. Dass auch Naturforscher, welche mitten in reicher empirischer Arbeit stehen, die Wahrheit der Gedanken Whewell's bestätigen, möge den Worten Kekulé's entnommen werden, welche ich unter den Ausspruch des britischen Historikers gestellt habe. Wir dürfen Kekulé, seine Worte auf ihn selbst anwendend, in der That als ein Stück verkörperter Wissenschaft betrachten, denn gerade er hat durch die Einführung einiger »Ideen« eine neue Epoche der organischen Chemie begründet, welche auch an empirischen Resultaten ihresgleichen bisher kaum gefunden hat.

Noch zahlreiche andere Gewährsmänner könnten zu Gunsten meines Standpunktes angeführt werden. Ich unterlasse es und begnüge mich mit dem Hinweise auf Baco von Verulam, dessen grosse Gedanken unsere heutige inductive Periode der Naturforschung eingeleitet haben, der aber trotzdem, oder vielleicht richtiger gesagt, gerade eben deshalb den Werkzeugen und Hilfsmitteln des Denkens, den Theorien und Hypothesen in der Naturforschung eine ebenso grosse Bedeutung als der Auffindung der nackten Thatsachen zugesprochen hat.[1])

Ein erklärendes Vorbild für die Elementarstructur der Organismen und für das Wachsthum wurde wohl gesucht, aber bisher nicht gefunden. Man verglich bisher den Organismus in diesen beiden Beziehungen mit dem Krystall. Schwann war der Erste, der diesen Vergleich mit dem ihm eigenen Scharfsinn versuchte; seine eigenthümliche Ansicht, welche im historischen Theile dieses Buches erörtert werden wird, ist längst widerlegt. Nägeli setzte den Vergleich in anderer Weise fort und auch in der jüngsten auf die Elementarstructur reflectirenden Untersuchung, bei Altmann, tauchte er wieder auf.

Man kann nicht behaupten, dass dieser Vergleich den feinsten Bau der Organismen oder das Wachsthum der lebenden Substanz unserem Verständnisse näher gebracht hätte; wohl aber muss in allen diesen Vergleichen das Bestreben erblickt werden, die Organismen mit den Anorganismen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen und wo möglich das Lebende nur als eine specielle Form des Leblosen hinzustellen.

Dieses Bestreben, alle Wesen nur dem Grade nach verschieden zu betrachten, um so zu einer einheitlichen Naturauffassung zu gelangen, entspricht einem inneren Bedürfnisse; allein man darf sich der Thatsache nicht verschliessen, dass, je tiefer wir in die Kenntniss der Organismen eingedrungen, wir desto mehr die Kluft sich erweitern sehen, welche die belebten Wesen von der todten Substanz trennt. Und dieser

[1]) Ich beziehe mich hier auf jene bekannte Stelle des Novum Organum Baco's (I., Aphor. LIV), welche aus einer ähnlichen Veranlassung Lothar Meyer in seinem Werke »Die modernen Theorien der Chemie«, 4. Aufl., 1883, pag. 591, citirt.

Thatsache muss einstweilen Rechnung getragen werden. Ich sage einstweilen; denn es wäre nicht unmöglich, dass spätere Erfahrungen unsere Auffassung ändern werden. Aber bei der gegenwärtigen Sachlage ist es unmöglich, durch Heranziehung des Leblosen Form und Function dessen, was für das Leben specifisch ist, verständlich zu machen. Da schliesslich Substanz den lebenden sowie den leblosen Körpern zu Grunde liegt, so ergeben sich selbstverständlich Uebereinstimmungen zwischen beiden: Dichte, Festigkeit, Elasticität, Quellbarkeit etc. Diese Eigenschaften bedürfen aber seitens der Physiologie keiner besonderen Erläuterung; es kann sich nur um die Eigenthümlichkeiten der Organismen: Assimilation, organisches Wachsthum, Fortpflanzung, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit und Aehnliches handeln.

Ich betrachte es als eines der grössten Hemmnisse der Lehre von der Elementarstructur und dem Wachsthume der lebenden Wesen, dass man dort, wo die sichtbare organische Structur aufhört, sofort eine Molecularstructur annimmt und von dieser aus die Vorgänge des Wachsens und Lebens überhaupt zu erklären unternimmt. Brücke hat in seiner bedeutungsvollen Schrift »Die Elementarorganismen«, auf welche ich in diesem Buche noch oft zurückkommen werde, die Unrichtigkeit dieser Auffassung in scharfsinnigster Weise dargethan, und wenn dieser grosse Forscher die tiefer absteigende, über homogen erscheinende Zellantheile hinausgehende Organisation der Lebewesen nur aus den Functionen erschliessen, aber wegen der damaligen Unvollkommenheit der Instrumente und Methoden nicht thatsächlich begründen konnte, so ist inzwischen die Richtigkeit seiner Auffassung schon durch die Auffindung der Kern- und Plasmastructuren glänzend bestätigt worden.

Seit dem Erscheinen der »Elementarorganismen« Brücke's sind drei Decennien vorübergegangen, und obgleich mittlerweile die Kenntniss der Organisationsverhältnisse der Zellen — namentlich dank den karyokinetischen Studien — in ungeahnter Weise vertieft wurde, so taucht doch immer und immer wieder in fast allen über die nackten Thatsachen hinausgehenden Untersuchungen das Gespenst der Molecular-

structur als Erklärungsmittel der feinsten, unserem Auge verschlossenen organischen Structur, und der Krystall als Formelement der Lebewesen auf, ja man ist sogar so weit gegangen, die Organisation gar nicht als ein specifisches Attribut der Organismen zu betrachten.

Es hat nämlich ein hervorragender Pflanzenphysiologe die befremdliche Behauptung ausgesprochen, dass zwischen der Organisation und der beschränkten Quellbarkeit der Substanzen überhaupt kein Unterschied bestehe; auch ist von mehreren Seiten in jüngster Zeit der kaum weniger befremdliche Versuch unternommen worden, das Protoplasma als ein Flüssigkeitsgemisch zu betrachten und die Eigenthümlichkeiten der lebenden Substanz auf Eigenschaften der Flüssigkeiten zurückzuführen.

Auch die Erklärung des Wachsthums wurde auf moleculare Vorgänge zu basiren versucht. Denn die Begriffe Apposition und Intussusception werden nach dem Vorgange Nägeli's fast durchgängig rein molecular gefasst. Man spricht jetzt in der Regel von einer Anlagerung, beziehungsweise Zwischenlagerung der Molecüle und Molecülgruppen (Micelle) zwischen die schon vorhandenen und hat einerseits in dem Wachsthume des Krystalls, andererseits in dem Wachsthume der sogenannten anorganischen oder künstlichen, von Traube zuerst dargestellten Zellen das Vorbild des organischen Appositions-, beziehentlich Intussusceptionswachsthums erblickt.

Aber es ist ja schon die Molecularstructur der organisirten Substanzen in vollkommenes Dunkel gehüllt, was trotz aller gegentheiligen Behauptungen sofort erhellt, wenn man bedenkt, dass alles Organisirte eine complexe chemische Zusammensetzung hat, auf kleinem Raume eine Menge chemischer Individuen nebeneinander liegen, sich gewissermassen durchdringen, und dass die meisten dieser chemischen Species hoch zusammengesetzte Körper repräsentiren, über deren Molecularstructur selbst sich noch gar nichts Bestimmtes aussagen lässt. Nun kennt man noch nicht einmal die Molecularstructur des Diamants, der doch nur aus Kohlenstoffmolecülen gebaut ist: man weiss nur, dass die Axen seiner Molecüle zu einander parallel stehen, dass mithin jedem Molecüle eine formbildende Kraft innewohnt, aber

schon die Form des Molecüls ist strenge genommen unbekannt; es lassen sich über dieselbe, sowie über die Verbindung der Molecüle untereinander nur Vermuthungen aussprechen. Noch dunkler ist der moleculare Bau des Krystalles bei Substanzen, welche als Molecülverbindungen aufzufassen sind, z. B. beim Alaun, wo neben den festen Substanzmolecülen noch Wassermolecüle angelagert sind. In welcher Weise das Wasser an die sogenannten Hauptmolecüle angelagert ist, lässt sich noch gar nicht sagen. Nun denke man sich ein bei den stärksten Vergrösserungen eben erst sichtbares Theilchen einer verholzten Zellwand, in dem sich Cellulose, Holzgummi, Coniferin, Vanillin, Mineralsubstanzen und andere Körper, die uns nur durch gewisse Farbenreactionen bekannt geworden sind, über deren chemische Constitution wir aber nichts wissen, gewissermassen durchdringen, wahrscheinlich aber in einer gesetzmässigen Weise gruppirt sind, Körper, von denen einige krystallisiren, andere amorph und colloidaler Natur sind, und zwischen denen in keineswegs regelloser Anordnung Wassermolecüle stehen; wer kann da den ernstlichen Versuch unternehmen, die Molecularstructur eines solchen Zellhautfragmentchens enträthseln zu wollen! Andere noch grellere Beispiele mögen hier unerwähnt bleiben, denn schon das vorgeführte lehrt eindringlich genug, auf welch' schwachen Füssen alle die Molecularstructur der organischen Substanzen betreffenden Theorien stehen.

Wenn uns nun schon der fertige moleculare Bau der Zelle verschlossen ist, wie gering muss wohl erst die Hoffnung erscheinen, die molecularen *Vorgänge* des Wachsthums zu enträthseln! Und dennoch wird, wie schon bemerkt, der Process des Appositions- und Intussusceptionswachsthums derzeit als ein molecularer Vorgang betrachtet und behandelt.

Freilich sind es in letzter Auflösung doch dieselben Molecularkräfte, welche den Krystall aufbauen, und die auch bei der Gestaltung der organischen Gebilde thätig sein müssen. Es ist dies eigentlich etwas Selbstverständliches und geht schon aus der Thatsache hervor, dass Thier und Pflanze gleich den Mineralen schliesslich doch aus Stoff zusammengesetzt sind, der seine Eigenschaften nicht

verlieren kann, wenn er an dem Aufbaue eines Organismus Antheil nimmt. Darum handelt es sich aber nicht, sondern um jene für den Organismus specifischen Wachsthumsvorgänge, die uns an jedem Organ einer Pflanze oder eines Thieres mit solcher Anschaulichkeit entgegentreten, dass das Unterscheidende im Wachsthume dieser Wesen im Vergleiche zu den unbelebten sofort ins Auge springen muss.

Es war, so viel mir bekannt, Lamarck, welcher in seiner Philosophie zoologique (1809) zuerst das so viel gebrauchte Wort Intussusception aussprach. Der Sinn, welcher diesem Worte von ihm unterlegt wurde, deckt sich nicht mit dem, was man heutzutage als Intussusception bezeichnet. Lamarck fühlte das Bedürfniss, den Begriff des organischen Wachsens möglichst klar zu formuliren. Es war ihm darum zu thun, den Unterschied zwischen Organismus und Anorganismus von allen Seiten zu beleuchten, und er musste sich deshalb auch die Frage vorlegen, wie das organische Wachsthum zu dem der letzteren Gebilde sich verhalte. Er zeigte, dass die Krystalle durch Juxtaposition, d. i. durch blosse Auflagerung wachsen, während die Pflanzen und Thiere und ihre lebenden Theile sich von innen heraus entwickeln, durch eine innere Durchdringung der aufgenommenen und im Organismus assimilirten Substanzen. Diesen Entwicklungsvorgang nannte Lamarck Intussusception und er stellte die Ansicht auf, dass dieser Wachsthumsmodus für die Organismen charakteristisch sei und nur ihnen allein zukomme.

In dieser allgemeinen Fassung hätte der Begriff Intussusceptionswachsthum auch jetzt noch Werth, da durch denselben der auffallende Unterschied zwischen der Entwicklung eines lebenden Wesens und dem Aufbaue todter Massen deutlich gemacht wird. Indem man aber den Ausdruck Intussusception — und ein Gleiches gilt auch bezüglich der Apposition — molecular fasst, werden diese beiden Begriffe, weil der Controle durch die unmittelbare Beobachtung entzogen, unsicher und sind nicht einmal mehr zur Unterscheidung von Organismen und Anorganismen zu gebrauchen. Denn ein Appositionswachsthum ist auch bei Organismen anzunehmen und bildet kein unterscheidendes Merkmal zwischen der Massenzunahme eines Organismus und eines

Anorganismus; aber nach der heutigen Interpretation der Intussusception ist auch diese nicht als ein Unterscheidungsmerkmal zu betrachten. Denn eine Traube'sche Zelle wächst auch durch Intussusception im Nägeli'schen Sinne. Freilich im Sinne Lamarck's beruht das Wachsthum der Traube'schen Zelle nicht auf Intussusception, denn ein solches Gebilde entwickelt sich nicht, es wächst nicht wie ein lebendes Gebilde aus sich heraus, sondern in Folge einer Turgorspannung wird in die schon vorhandene Haut eine Masse in unlöslicher Form eingefügt, die durch Mischung zweier Flüssigkeiten gebildet wird, von welcher die eine in der künstlichen Zelle, die andere ausserhalb derselben sich befindet. Intussusception findet auch statt, wenn während des Wachsthums ein bestimmter Stoff gegen einen anderen ausgetauscht wird, z. B. wenn eine Lösung von Chlormagnesium auf einen Calcitkrystall einwirkt, wobei Calcium gegen Magnesium umgetauscht wird. Ein derartiger Vorgang kann mit Wachsthum verbunden sein, er kann sich aber auch ohne Volumszunahme vollziehen.

Es wird in den meisten Fällen nicht möglich sein, zu constatiren, ob ein Gebilde durch Apposition oder durch Intussusception oder durch beide Processe aufgebaut wird, denn ein molecularer Vorgang lässt sich nicht direct verfolgen. Wenn innerhalb der Zelle eine Schichte sichtlich aufgelagert wird, so ist man namentlich mit Rücksicht auf den Stoffwechsel, welcher ja den Organismus auch in seinen kleinsten Theilen beherrscht, gar nicht in der Lage, mit Bestimmtheit zu sagen, ob diese sichtliche Anlagerung durch Apposition im molecularen Sinne erfolgte, oder ob hierbei nicht auch Intussusception im Spiele ist. Wo ist, wenn man die beiden genannten Begriffe auf moleculare Vorgänge gründet, die nachweisliche Grenze zwischen beiden, welches Mittel besitzt man, um die Unterscheidung zu treffen, ganz abgesehen davon, dass jede Intussusception Apposition voraussetzt, denn zuerst müssen doch Molecüle angelagert sein, wenn zwischen ihnen ein neues eingelagert werden soll.

So ist mit der Unsicherheit der im günstigsten Falle doch nur indirect möglichen Unterscheidung zwischen Intussusception und

Apposition der Controverse über die beim Wachsthum thatsächlich stattfindenden Processe Thür und Thor geöffnet. In der That gibt es mindestens auf botanischem Gebiete wenige so unerquickliche und unfruchtbare Streitigkeiten als die Discussionen darüber, ob das Wachsthum durch Apposition oder durch Intussusception erfolge. In jüngster Zeit wird namentlich von vielen Seiten mit Lebhaftigkeit die Frage ventilirt, ob die Zellhäute, die Stärkekörner etc. auf diese oder jene Weise wachsen. Hatte man früher für alle Theile der Pflanzenzelle ein Appositionswachsthum angenommen, so verfiel man später in das entgegengesetzte Extrem, und nunmehr kämpfen einige bedeutende Botaniker wieder für die Idee, dass alles innerhalb der Pflanze stattfindende Wachsthum auf Apposition beruhe, und das oft sehr beträchtliche Oberflächenwachsthum der Zellhäute nichts als die Wirkung nachträglich sich einstellender passiver Dehnungen sei, welche von dem Turgor der flüssigen Zellinhaltstheile ausgehe. Andere vertheidigen hartnäckig den Intussusceptionsstandpunkt. Aber auch eine vermittelnde Stellung wird von manchem Forscher angenommen; ein Theil der innerhalb der Pflanze sich vollziehenden Wachthumsvorgänge soll auf Apposition, ein anderer Theil auf Intussusception beruhen. Manchem Histologen der zoologischen Richtung ist das Vorgehen der Botaniker in Rücksicht auf das Wachsthum bedenklich vorgekommen. So hat v. Ebner in einer Untersuchung, welche im nächsten Capitel mehrfach erörtert werden wird, hervorgehoben, dass die Botaniker der Intussusception und Apposition bei der Erklärung des Wachsthums eine allzu reale Bedeutung beimessen, während wir es, wie dieser Forscher sagt, in beiden Begriffen lediglich nur mit Vorstellungen zu thun haben, welche unserem Denken über das Zustandekommen der organischen Formbildungen zu Hilfe kommen sollen.

So hat denn das seit Decennien geübte, namentlich unter den Botanikern sehr beliebte Verfahren, Vorstellungen aus dem molecularen Gebiete zur Erklärung der Elementarstructur und des Wachsthums der Organismen heranzuziehen, uns in der Erkenntniss beider Fragen um nichts vorwärts gebracht. Trotz der Unfruchtbarkeit dieser Art

von Speculation übt diese Forschungsweise noch immer eine grosse Anziehungskraft namentlich auf jüngere Botaniker aus und stehen die molecularphysiologischen Theorien in grossem Ansehen. Der Grund dieser Erscheinungen liegt offenbar in dem löblichen Bemühen, den genannten Problemen dadurch eine möglichst strenge wissenschaftliche Behandlung angedeihen zu lassen, dass man sie als Aufgaben der Mechanik auffasst. Gegen ein solches Bestreben ist nichts einzuwenden; im Gegentheile, jede Abirrung von diesem Wege würde mit den Forderungen der exacten Forschung unvereinbar sein. Aber es ist zunächt die Frage, ob die Physik der Physiologie soweit vorgearbeitet hat, dass wir mit Aussicht auf Erfolg an der Hand einer Molecularphysik an die Ausbildung einer Molecularphysiologie gehen können, ferner, ob die mechanische Auffassung der Lebensprocesse stets gerade auf eine Molecularmechanik hinauslaufen müsse. Es scheint, als wenn die Botaniker die Bedeutung der Molecularphysik überschätzten, wenn sie eine rationelle Physiologie des Wachsthums, der Entwicklung und Erblichkeit auf eine Molecularphysik zu basiren bestrebt sind. Denn selbst die Physiker machen nur innerhalb viel enger gezogener Grenzen Gebrauch von dem Molecül als Erklärungsmittel der Erscheinungen, wie derzeit die Botaniker, obgleich es viel näher liegt, physikalische Erscheinungen, wie Capillarität, Elasticität etc., molecular zu erläutern, als die früher genannten physiologischen Phänomene. So sehr das Molecül als Hilfsmittel in der kinetischen Gastheorie sich bewährte, so nothwendig seine Annahme für den Chemiker ist, so wird doch von demselben in der Physik, wenn es sich um Erscheinungen an festen und flüssigen Körpern handelt, ein sehr mässiger Gebrauch gemacht. Die von Gauss begründete Theorie der Capillarität ist ohne Zuhilfenahme der Molecüle aufgebaut worden, die zum Zwecke einer Theorie der Elasticität von Neumann geschaffene Molecularhypothese wurde in neuerer Zeit vollständig verlassen und durch eine viel fruchtbarere ersetzt, welche von den Molecülen gänzlich absieht. Und auch die bekannten Plateau'schen Versuche, welche von mehreren Botanikern in neuerer Zeit herangezogen wurden, um die Zellhautbildung, wie sie im soge-

nannten Zellennetze zum Ausdrucke kommt, auf mechanische Ursachen, speciell auf molecularstatische Erscheinungen zurückzuführen, lassen sich auch ohne Zugrundelegung von Molecülen aus den Erscheinungen der Capillarität erklären. Wenn man dies Alles beachtet und überhaupt sieht, wie die besonnensten Physiker nur dann des Molecüls sich bedienen, wenn es ein wirkliches Hilfsmittel der Forschung ist, wie in der kinetischen Gastheorie, so gelangt man wohl zur Ueberzeugung, dass die Botaniker in ihrer Sucht, die Organisation auf Molecularstructur und das Wachsthum und andere noch verwickeltere physiologische Probleme auf ein Spiel von Molecülen zurückzuführen, weit über das Ziel hinausgeschossen haben.

So sind denn bisher alle Versuche, bezüglich der Elementarstructur und des Wachsthums als erklärendes Vorbild den Krystall oder überhaupt die leblose Materie heranzuziehen, erfolglos geblieben, obwohl man die zur Aufstellung einer Theorie erforderliche Hypothese in der verschiedensten Weise formulirte und selbst die in den Flüssigkeiten thätigen Molecularkräfte zur Erklärung der organischen Formbildung heranzog.

Da wir, wie oben dargelegt wurde, ohne ein erklärendes Vorbild die in Rede stehenden Probleme nicht zu lösen vermögen, so entsteht die Frage: Welche andere Vergleichsobjecte stehen uns noch zur Verfügung? Es scheint mir, als würde sich kein besseres und vielleicht überhaupt kein anderes Vergleichsobject finden lassen, als der Organismus, so weit er uns nämlich durch die Anschauung bekannt ist. Es hiesse also dann, die unbekannte Elementarstructur aus uns bekannten organischen Structuren ableiten. Damit würde man nur dem Fingerzeige folgen, den bereits Brücke in den »Elementarorganismen« gegeben, indem er auf eine verborgene Organisation im lebenden Zellenleibe hinwies, auf Structuren, die damals noch völlig unbekannt waren, aber in einigen rohen Zügen durch spätere Beobachtungen thatsächlich nachgewiesen werden konnten. Mit Recht warnt aber Brücke, eine verkleinerte Wiederholung gröberer Organismen in der Zelle zu suchen. Sehr treffend sagt er: »Wir erwarten natürlich nicht, dass sich (in der Structur des Protoplasma) die Organe

und Systeme wiederholen werden ....; wir wissen, dass dies selbst bei den niederen Thieren nicht der Fall ist, wir wissen, dass mit der Abnahme der Dimensionen sich die Natur der Mittel ändert, durch welche die Kräfte der anorganischen Welt den Organismen dienstbar gemacht werden.« [1])

Also eine einfache Uebertragung der Gewebestructur auf die Zellenstructur ist nicht zulässig; wir sehen ja auch nicht, dass in den Geweben sich morphologisch die Organe wiederholen, mithin ist der Vergleich der unbekannten Structur mit bekannten Organisationen mit grösster Vorsicht vorzunehmen.

Sehen wir nun auch nicht die höheren Organisationen in den einfachen sich wiederholen, so finden wir doch in allen bisher bekannten Organisationen gewisse gemeinschaftliche Züge, vor Allem aber einen, der sich, soweit die Beobachtung vordrang, überall nachweisen liess, und der mit den Fortschritten unserer Erfahrung immer mehr und mehr als Grundphänomen des Lebens uns entgegentritt; das ist nämlich die Theilung. Die Organe entwickeln sich in Folge Theilung der Zellen, die Zellen gehen durch Theilung aus Zellen hervor, die Kerne entstehen durch Theilung aus Kernen und ein Gleiches gilt, so weit die Beobachtung reicht, für alle innerhalb der Zelle auftretenden organischen Individualitäten. So mannigfaltig auch die Formen sind, in welchen uns die Theilungsprocesse entgegentreten, so ist es doch im Grunde genommen immer ein und derselbe Vorgang, den wir nach seinem äusseren Verhalten oder nach der Qualität des sich Vermehrenden als Sprossung, Spaltung, freie Zellbildung, Kerntheilung, Chlorophyllkornbildung etc. bezeichnen, ein Vorgang, der aber immer darin besteht, dass eine lebende Individualität sich in zwei oder mehrere Partien gliedert, von welchen jede zu einer selbstständigen Individualität sich weiterentwickelt.

Der Vorgang der Theilung spielt eine um so grössere Rolle im Leben der Organismen, als erfahrungsgemäss jede neue Anlage eines Organs, jede Neubildung innerhalb des Organismus und die Entstehung

---

[1]) E. Brücke, Die Elementarorganismen. Sitzungsber. der kais. Akademie d. Wissenschaften zu Wien. Bd. XLI (1861), pag. 387.

aller innerhalb derselben auftretenden lebenden Individualitäten auf Theilung beruht und, soweit die Erfahrung reicht, niemals ein spontanes Entstehen stattfindet.

Wenn aber der Theilung eine so grosse Bedeutung und eine so weit ausgedehnte Wirksamkeit zufällt, und wenn man den Gang der Forschung erwägt, der uns fortwährend mit neuen Formen der Theilung und mit neuen Theilkörpern bekannt macht, mit Thatsachen, auf welche in späteren Capiteln häufig hingewiesen werden wird, so muss wohl zugestanden werden, dass wir in der Theilungsfrage noch nicht ans letzte Ziel gelangt sind, und dass es im Organismus noch Theilungsvorgänge gibt, die sich bis jetzt der directen Wahrnehmung entzogen haben.

Nun ist der lebende Zellenleib nichts Homogenes: im Protoplasma birgt sich der Kern, in ersterem vertheilt finden wir die zahlreichen Formen der organisirten Inhaltskörper. Im Kerne selbst sehen wir Theilungen vor sich gehen, manche der Plastiden der Pflanzenzellen erweisen sich aus Gliedern zusammengesetzt, die wahrscheinlich durch Theilung entstanden sind. Es ist deshalb eine, ich möchte sagen, durch den Entwicklungsgang der neueren Forschung uns förmlich aufgenöthigte Annahme, dass das Protoplasma noch andere theilungsfähige, organisirte Individualitäten birgt, ja dass es ganz und gar aus solchen lebenden Theilungskörpern bestehe. Schon vor einigen Jahren habe ich den Nachweis erbracht, dass die Membran der Pflanzenzelle nicht, wie bis dahin wohl allgemein angenommen wurde, todt ist, sondern, wenigstens so lange sie wächst, als lebendes, protoplasmaführendes Glied der Zelle anzusehen ist, und Gründe und Beobachtungen für die Behauptung angeführt, dass sie bei der Anlage und während ihres Wachsthums aus kleinen lebenden Individualitäten bestehe.

Es setzt sich also nach meiner Auffassung, welche in diesem Buche näher zu begründen sein wird, die Zelle in allen ihren lebenden Theilen, also die gesammte lebende Substanz, aus theilungsfähigen Körperchen zusammen, durch deren Theilung das Wachsthum vermittelt wird und an die alle Vorgänge des Lebens innerhalb des Organismus geknüpft sind.

Innerhalb des Organismus muss aber der Theilungsfähigkeit eine Grenze gesetzt sein. Man hat lange die Zelle als den letzten Theilkörper der Organismen angesehen. Aber innerhalb der Zelle theilt sich der Kern, innerhalb des Kernes sehen wir wieder Theilungen vor sich gehen. Das Protoplasma theilt sich, aber innerhalb desselben theilen sich die Plastiden, für welche wieder, wie schon angedeutet wurde, aus den Structurverhältnissen weitere Theilungen abzuleiten sind. Die letzten lebenden Theilkörper der Zellenbestandtheile sind es nun, welche ich als die wahren Elementarorgane der Lebewesen betrachte.

Den hier vorgetragenen Grundgedanken habe ich im Jahre 1886 zuerst ausgesprochen und, wie ich im historischen Theile dieses Buches darzulegen haben werde, später in einigen vorläufigen Notizen etwas genauer präcisirt.

Ich werde in dieser Schrift nicht nur zu zeigen versuchen, dass diese letzten Theilkörper die wahren Elementarorgane der lebenden Wesen repräsentiren, und dass auf ihrer fortwährenden Neubildung das specifisch organische Wachsthum beruht, sondern werde auch darlegen, dass durch die Annahme dieser Elementarkörper das Gesetz von der Einheit im inneren Bau der Pflanze uns mit noch grösserer Schärfe entgegentritt, indem alle Zellenbestandtheile auf die gleichen Elemente zurückgeführt erscheinen und wir mit Zuhilfenahme dieses neuen Begriffes unseren Vorstellungen über mancherlei organische Processe besser zu Hilfe kommen als durch die Doctrin der Molecularstructur.

Die grosse Rolle, welche die organische Theilung in meiner Theorie spielt, wird es rechtfertigen, wenn ich in einem besonderen Capitel die Bedeutung dieses wichtigen Vorganges in allgemeinerer Form schildere und über den Rahmen, der durch den Titel dieses Buches gegeben ist, das Theilungsvermögen der Pflanze überhaupt und die Grenzen der organischen Theilbarkeit festzustellen trachte.

Auch das Problem der Entwicklung und der Erblichkeit wird in den folgenden Capiteln berührt werden; denn beide stehen in innigem Zusammenhange mit meinem Hauptthema.

Es ist nach der von Nägeli aufgestellten Hypothese in einem Buche, wie dem vorliegenden, die Frage nicht zu umgehen, ob die Ent-

wicklung zu höheren Formen, die wir bisher als ein Charakteristikon der Organismen betrachtet haben, eine allgemeine Eigenschaft der Materie ist. Was die rein physikalische Seite dieser Frage betrifft, so werde ich mich begnügen, der Nägeli'schen Auffassung die Argumente, welche bezüglich dieses Problems von Maxwell vorgebracht wurden, entgegenzustellen; was aber nach meinem Dafürhalten vom Standpunkte des Physiologen gegen die Anwendung des Principes der Beharrung in der Entwicklungslehre eingewendet werden kann, soll im Schlusscapitel eine Stelle finden.

Wenn ich einen einheitlichen Charakter aller materiellen Wesen nicht zu behaupten wage, indem ich zwischen Organismen und Anorganismen nicht einen Unterschied des Grades, sondern eine so grundsätzliche Verschiedenheit finde, dass ich ganz unvermögend bin, beide unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt zu bringen, und andererseits eine Einheitlichkeit der Organisation der lebenden Wesen anzunehmen mich berechtigt halte, so wird Mancher in diesem Verfahren eine logische Inconsequenz erblicken.

Die Beurtheilung dieses meines Verfahrens wird aber milder ausfallen, wenn ich die Motive bezeichne, welche mich zu diesen widersprechend erscheinenden Auffassungen führen. Nach meiner Ansicht ist dem Naturforscher eine speculative Behandlung eines Gegenstandes nur innerhalb eng gezogener Grenzen erlaubt. Der Leitstern seiner Theorien muss die Erfahrung sein; nur aus dieser heraus darf er eine der thatsächlichen Prüfung zu unterwerfende Hypothese erdenken. Meine Hypothese der Elementarstructur und des Wachsthums der lebenden Substanz kam dadurch zu Stande, dass ich jenen Punkt ausfindig zu machen suchte, nach welchem die thatsächlichen Beobachtungen über die Entwicklung der Zelle, speciell über die in ihr stattfindenden Theilungsvorgänge convergiren.[1] Wenn ich hingegen die Organismen mit den Anorganismen vergleiche, so finde ich, dass mit dem Fortschreiten unseres Wissens die Kluft immer grösser wird, die beide von einander trennt. Es ist dem Naturforscher verboten, eine Uebereinstimmung dort zu behaupten, wo er mit dem

[1] Wiesner, Ber. d. Deutschen botan. Gesellsch. Bd. VIII (1890), pag. 201.

Fortschreiten seiner Erfahrung eine immer grössere Verschiedenheit erblickt. Der Philosoph mag darüber anders denken; er darf sich über die Schranken der Thatsächlichkeit erheben. Obgleich unser Denken in engere Grenzen gebannt ist, schreiten wir trotzdem hoffnungsreich vorwärts, weil wir von Tag zu Tag diese Grenzen sich erweitern sehen. Deshalb mag die in diesem Buche vertretene Ansicht, dass wir das Lebende durch das Leblose im Wesentlichen nicht zu erklären vermögen, und dass wir derzeit am besten thun, das Lebende gleich dem Leblosen als gegeben zu betrachten, statt aus der todten Substanz die lebende abzuleiten, unrichtig sein; sie ist von unserem Standpunkte am meisten berechtigt, wenn sie nur am meisten unserer derzeitigen, auf die Erfahrung gestützten Einsicht entspricht.

Dass in diesem Buche die beiden Hauptfragen, welche ich mir stellte, nicht erschöpfend beantwortet werden, gestehe ich willig ein; indess ist dies in Hinsicht auf ihre Grösse und Schwierigkeit eigentlich etwas Selbstverständliches. Es sollte ja nur ein Weg gebahnt werden, auf dem es gelingt, tiefer als bisher in die Organisation der lebenden Wesen einzudringen und das Wesentliche des organischen Wachsthums im Vergleiche zu dem anorganischen besser als bisher zu begreifen.

Es ist ja im Grunde Alles, was dieses Buch umschliesst, auch schon deshalb nur ein Bruchstück, weil dasjenige, was ich innerhalb der schon gezogenen Grenzen vorzutragen haben werde, sich fast nur auf die Pflanze bezieht. Nur hier und dort, wo ich ganz sicheren Boden unter den Füssen zu haben glaube, oder wo es absolut erforderlich erscheint, reflectire ich auch auf den thierischen Organismus. Wie der Impuls zu meiner Auffassung der Organismen von Brücke's in erster Linie auf den Thierkörper bezugnehmenden Forschungen ausging, so kommen mir, wie die im ersten Capitel enthaltene historische Uebersicht lehren wird, auch aus neuerer Zeit zootomische Arbeiten entgegen; dies stärkt mich in der Hoffnung, dass es auch von Seite der Zoologen nicht für unwerth befunden werden wird, die vorliegende Untersuchung eines Botanikers von ihrem Standpunkte aus einer Prüfung zu unterziehen.

Erstes Capitel.

Geschichte und Kritik der bisher unternommenen Versuche, den elementaren Bau und das Wachsthum der lebenden Substanz aufzuklären.

Dieses Capitel hat den Zweck, die ihrem Principe nach verschiedenen Auffassungen über die Structur und das Wachsthum der lebenden Substanz an der Hand der wichtigsten Arbeiten vorzuführen und zu untersuchen, inwieweit sie Bausteine zu einer naturgemässen Theorie des elementaren Baues und des Wachsthums der Zelle zu liefern vermögen.

Eine ins Einzelne gehende historische Darstellung der Lehre von der Zellstructur wurde nicht beabsichtigt; eine grosse Zahl wichtiger, namentlich auf die Karyokinese bezugnehmender Detailbeobachtungen musste, als ferner abliegend von den Zielen meiner Untersuchung, hier übergangen werden. Manches Detail blieb späteren Capiteln vorbehalten.

Da die Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung im zeitlichen Entwicklungsgange der Forschung sich nicht in streng logischer Folge aneinanderreihen, auch nicht consequent einem bestimmten Gedanken so lange folgen, bis sich derselbe als richtig oder als unrichtig herausgestellt hat, die leitenden Ideen vielmehr wie in einer Fuge einsetzen und selbst dann noch weiterwirken, wenn andere grössere und wichtigere sich erheben, so schien es mir passend, dem Faden der Geschichte nicht mit Aengstlichkeit zu folgen, vielmehr eine freiere Entwicklung des Stoffes zu versuchen, welche das

Fortwirken der wissenschaftlichen Grundgedanken auf die Forschung zur Anschauung bringen soll.

Gleich nach Entdeckung der Zelle konnte die Frage nach deren innerem Baue auftauchen. Eine Untersuchung in unserem Sinne, das Aufsuchen eines übereinstimmenden elementaren Baues der Zelle gestaltete sich aber erst zu einem wissenschaftlichen Probleme, nachdem diese letztere als ein universeller Bestandtheil des Organismus erkannt worden war.

Hatte nun schon Hugo v. Mohl die Uebereinstimmung im inneren Baue der Pflanze nachgewiesen, indem er die »Fasern« der älteren Autoren als Zellen erkannte, auch die Gefässe entwicklungsgeschichtlich auf Zellen zurückführte, und somit durch Begründung des Satzes, dass im Grunde jede Pflanze aus Zellen bestehe, einen wichtigen Schritt in der Erkenntniss des inneren Baues der Pflanze gethan,[1] so ging dieser grosse Forscher doch nicht in die Frage der Elementarstructur der Zelle ein. Vielleicht schien es diesem klaren Geiste noch nicht an der Zeit, an ein so hohes Problem heranzutreten, und er schlug den für die damalige Zeit jedenfalls besseren Weg ein, durch rein thatsächliche Beobachtungen in den Bau der Pflanze einzudringen.

Es blieb Theodor v. Schwann, welcher in seinen berühmten »Mikroskopischen Untersuchungen«[2] die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthume der Thiere und Pflanzen nachwies, vorbehalten, den ersten Versuch in dieser Richtung zu unternehmen.

Das von ihm in Uebereinstimmung mit Schleiden aufgestellte Zellenschema, dem zufolge jede Zelle — gleichgiltig ob Pflanzen- oder Thierzelle — ausser dem Zellinhalte (dem später von H. v. Mohl als Protoplasma genauer definirten Zellenantheil) noch einen Kern (mit angeblich nie fehlendem Kernkörperchen) und eine Membran besitzt, konnte schon als ein erster Schritt zur Lösung des Problems

---

[1]) Die betreffenden Untersuchungen H. v. Mohl's reichen zurück bis 1831. (Vgl. Sachs, Geschichte der Botanik, pag. 323.)

[2]) Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthume der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839.

über den inneren Bau der Zelle angesehen werden.[1]) Schwann blieb bei der Auffindung dieser der unmittelbaren Beobachtung leicht zugänglichen Gliederung der Zelle nicht stehen, sondern versuchte auf Grund der damaligen Erfahrungen das Wesen der Organisation und des Wachsthums der Zelle über die Grenzen der directen Wahrnehmung hinaus zu verfolgen. Es geschah dies in einem besonderen Capitel seiner »Mikroskopischen Untersuchungen«, welchem er den Titel »Theorie der Zellen« vorangestellt hatte. Schwann gelangte zu einer Hypothese über die Elementarstructur, die wir auch heute noch ihrer geistvollen und scharfsinnigen Begründung halber bewundern müssen, obgleich sie uns nunmehr völlig haltlos erscheint, da die späteren thatsächlichen Beobachtungen sie ihrer wesentlichsten Stützen beraubten.

Schwann versuchte die Structur und das Wachsthum der Zelle auf die Structur des Krystalls, beziehungsweise auf den Process der Krystallisation zurückzuführen. Die Vorstellung, welche er sich über die Entstehung der Zellen erdachte, bildet den Ausgangspunkt seiner Hypothese. Dieser Vorstellung zufolge beginnt die Entstehung der Zelle mit dem Auftreten des Kernkörperchens. Um diese angeblich erste Anlage der Zelle herum bildet sich durch Ausscheidung fester Substanz der Zellkern und später erst durch weiteres Wachsthum und besondere Differenzirung die Membran und der übrige Zellinhalt. Schwann führte das Auftreten des Kernkörperchens auf eine Art Herauskrystallisiren aus einer concentrirten Flüssigkeit zurück,[2]) und da er die Ausscheidung aller festen Substanz im Bereiche der Zelle in gleicher Weise auffasst, so erblickt er in der Krystallisation das nächste Analogon der Zellenbildung.[3])

---

[1]) Welche Einschränkung das Schwann-Schleiden'sche Zellenschema später durch die Untersuchungen von Brücke und Max Schulze erfuhr, ist allgemein bekannt, und es sei hier nur daran erinnert, dass der Kern in neuerer Zeit, dank der hochentwickelten mikroskopischen Technik, in vielen Fällen auch dort aufgefunden wurde, wo er sich der directen Wahrnehmung entzog, so dass man sich dem alten Zellenschema, wenigstens im Gebiete der Botanik, doch mehr genähert hat, als sich nach den Forschungen der Sechziger-Jahre vermuthen liess.

[2]) l. c., pag. 231. »Die erste Bildung des Kernkörperchens selbst kann man sich als eine Art Herauskrystallisiren aus einer concentrirten Flüssigkeit denken« u. s. w.

[3]) l. c., pag. 239.

So annehmbar ihm die Analogie zwischen der Organisation und der Krystallisation erscheint, so wenig verschliesst er sich gegen die grossen Unterschiede, welche zwischen dem Krystalle und der Zelle bestehen. Ersterer, so sagt er klar und bestimmt, wächst durch Apposition, letztere durch Intussusception. Die Anlagerung der Molecüle erfolgt in den Krystallen derart, dass die Schichten sich innigst berühren; innerhalb einer Schichte sind die Molecüle in der Richtung der Fläche dichter als in der Richtung der Dicke gebunden. Anders in der Zelle, wo die Molecularanlagerung nicht nur eine Einschiebung neuer Molecüle zwischen die schon vorhandenen gestattet, so dass jede Schichte ihre Oberfläche zu vergrössern vermag, sondern auch eine Trennung der Schichten ermöglicht wird, welche zur Bildung der Zellenhöhle führt.

Diese grossen Unterschiede zwischen Krystall und Zelle sind nach Schwann in einer physikalischen Eigenthümlichkeit der lebenden Substanz begründet, welche dem todten, blos krystallisationsfähigen Stoffe vollkommen abgeht, nämlich in der Imbibitionsfähigkeit. Nach der von Schwann aufgestellten Hypothese wäre die Bildung der Elementartheile des Organismus nichts als eine Krystallisation imbibitionsfähiger Substanz und der Organismus selbst, wie complicirt er auch gebaut sein mag, nichts als ein Aggregat imbibitionsfähiger Krystalle. [1])

Die Schwann'sche Hypothese hat sich nicht bewährt; denn es wurde die Annahme, dass das Kernkörperchen den Ausgangspunkt der Zellbildung darstelle, und dass um dieses herum die Bildung des Zellkernes erfolge, durch spätere Beobachtungen widerlegt, und auch die Vorstellung, dass eine krystallisirbare und gleichzeitig imbibitionsfähige Substanz bei Ausscheidung aus ihrer Lösung den Charakter der Zelle annehmen müsse, hat sich als unrichtig herausgestellt, wie die von Nägeli entdeckten quellungsfähigen Eiweisskrystalle (die sogenannten Krystalloide der Botaniker) lehren.

Aber auch die von Schwann gehegte Hoffnung, dass, selbst wenn seine Hypothese sich nicht bewahrheiten sollte, dieselbe als

[1]) l. c., pag. 254—255.

Leitfaden für weitere Untersuchungen dienen könne, ging nicht in Erfüllung. Trotzdem möchte man die »Theorie der Zellen« dieses grossen Forschers nicht missen. Denn sein gedankenreicher Aufsatz enthält das Beste, was gegen die sogenannte Lebenskraft vorgebracht werden kann, und gibt mit logischer Schärfe die Grenzen an, innerhalb welcher der teleologischen Erklärung in den Naturwissenschaften eine Berechtigung zugesprochen werden kann. Auch soll nicht unerwähnt bleiben, dass Schwann's Aufstellung der Analogie zwischen Krystallisation und Organisation uns in später aufgestellten Hypothesen über die Structur der lebenden Substanz (bei Nägeli und jüngsthin bei Altmann), freilich in veränderter Form, wieder entgegentritt, und dass, soviel mir bekannt, Schwann der Erste war, welcher die Intussusception als einen molecularen Vorgang auffasste.

Der Mitbegründer der damaligen Zellenlehre, Schleiden, spendet der Schwann'schen Theorie vollen Beifall und verheisst ihr eine folgenreiche Zukunft, indem sie ihm die Kluft zu überbrücken scheint, welche bis dahin das Anorganische von dem Organischen schied.

In einem Punkte weicht Schleiden von Schwann ab, indem er von der sehr richtigen Vorstellung ausgeht, dass der Organisationsprocess doch complicirter sein müsse als der Vorgang der Krystallisation. Er sagt: »Beim Krystall ist die Materie desselben schon als solche vorgebildet, und blosses Entziehen des Lösungsmittels genügt, um das Erscheinen des Stoffes in bestimmter Gestalt zu erzwingen; anders aber ist es bei der Zelle, wenigstens bei den Pflanzen. Hier ist die organisch als Zelle auskrystallisirende Substanz noch nicht im Cystoblastem vorhanden. Sie wird durch einen anderen nothwendig gegenwärtigen Stoff erst in dem Augenblicke gebildet, als sie zur Form übergeht.«[1])

Zwei Decennien vergingen nach dem Erscheinen der Schwann-schen Hypothese, ehe ein neuerlicher Versuch gemacht wurde, das

---

1) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Aufl., pag. 152 bis 153. Diese Stelle ist auch jetzt noch von Interesse, weil in ihr der Gedanke klar zum Ausdrucke gelangt, dass die Formbildung mit der Assimilation der geformten Substanz zeitlich zusammenfällt, eine Auffassung, welche, wenigstens im Gebiete der Botanik, bisher nicht gebührend gewürdigt wurde Vergl. Wiesner, Anatomie

inzwischen reichlich angewachsene Thatsachenmateriale mit Rücksicht auf die feinste Structur der Organismen theoretisch zu verwerthen.

Da tauchten, fast gleichzeitig, zwei neue Zelltheorien auf, unabhängig von einander, grundverschieden nach ihrem Endergebnisse: die nunmehr als Micellarhypothese bekannte Nägeli'sche Doctrin und Brücke's Lehre von den Elementarorganismen.

Nägeli versucht von den passivsten Theilen der Zelle, namentlich von der Zellhaut aus, Brücke hingegen von dem lebenden Zellenleibe, vom Protoplasma aus, in die feinste Structur des Organismus einzudringen. Ersterer versuchte, ähnlich wie Schwann, durch Zurückführung der Organisation auf eine besondere Form der Krystallbildung, letzterer durch Annahme einer Organisation in dem bis dahin für flüssig gehaltenen Protoplasma die Handhaben zur Erklärung der Lebenserscheinungen zu finden.

Da Nägeli's Theorie der Schwann'schen Lehre verwandt erscheint, hingegen Brücke's theoretische Anschauungen mit letzterer sich in keinem Punkte berühren, so dürfte es wohl gerechtfertigt sein, mit ersterer zu beginnen.

Nägeli entwickelte die Grundzüge seiner Lehre (Micellartheorie) zwischen 1858 und 1864 in einem umfangreichen Buche [1]) und mehreren Abhandlungen. [2]) Vollkommen ausgebildet erscheint aber die Micellarlehre erst in seinem vor wenigen Jahren herausgegebenen molecular-physiologischen Werke. [3])

Keine der Zellstructur gewidmete Lehre übte eine grössere Wirkung aus als Nägeli's Micellartheorie. Fast alle späteren, auf die feinste Structur der Pflanze reflectirenden Arbeiten knüpfen an dieselbe an, welche — zum mindesten auf deutschem Gebiete — die heutige Anatomie und Physiologie fast vollständig beherrscht; Grund

---

und Physiologie der Pflanzen, 1. Aufl. (1881), pag. 195, wo darauf hingewiesen wird, dass die Stoffe der Amylumkörperchen und der Zellwand erst in dem Augenblicke nachweislich werden und wahrscheinlich erst entstehen, in welchem sie die organisirte Form angenommen haben.

[1]) Die Stärkekörner. Zürich 1858.

[2]) Sitzungsber. d. bayr. Akademie d. Wissensch. 1862, II. 1864, I. und II.

[3]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.

genug, diese Theorie eingehend zu erörtern, ihre Basis und ihre Consequenzen gründlich zu prüfen.

Was Nägeli durch die Grundzüge seiner Hypothese erklären wollte, betraf nicht den ganzen Organismus der Pflanze, sondern nur einzelne, und nicht die wichtigsten Theile der Zelle; es bezog sich, abgesehen von einem Versuche, das Wachsthum auf moleculare Vorgänge zurückzuführen, nur auf Dinge, die mit dem Leben wenig zu schaffen haben. Denn das Hauptziel, worauf Nägeli losging, war, die Schichtung und Doppelbrechung der Stärkekörner, die Schichtung, Streifung, Quellung und Doppelbrechung der vegetabilischen Zellhaut, endlich die Cohäsionsverhältnisse der genannten festen Gebilde der Pflanzenzelle zu erklären.

Für die Beurtheilung der Nägeli'schen Theorie scheint es mir von Wichtigkeit, diese anfänglich bescheidenen Ziele zu beachten; denn genau dieselben Annahmen, welche ihn zu diesen Zielen führten, sind es, welche er später benützte, um die schwierigsten Fragen des Lebens, die Erblichkeit und die Abstammung, zu lösen.

Nägeli knüpft, so viel mir bekannt, in keiner seiner der Micellartheorie gewidmeten Schriften an Schwann's Theorie der Zellen an; nichtsdestoweniger scheinen, nach meiner Auffassung, einige nicht unwesentliche Berührungspunkte zwischen beiden Lehren zu existiren. Vor Allem unterscheidet Nägeli gleich Schwann das Wachsthum der lebenden von dem der leblosen Substanz, und zwar unter Anwendung derselben Begriffe und derselben Bezeichnungen. Denn auch Nägeli sagt, wie sein Vorgänger, dass der Krystall durch Apposition, die Zelle und jeder ihrer Theile durch Intussusception wachse. Auch Nägeli führt das Organisiren auf eine Form des Krystallisirens zurück. Während aber Schwann die lebende Zelle als einen aus imbibitionsfähiger Substanz bestehenden Krystall betrachtet, erblickt Nägeli in den kleinsten sichtbaren Theilen der Zellensubstanz (speciell in den Stärkekörnern und in der Zellmembran) ein bestimmt orientirtes Aggregat selbst bei stärkster Vergrösserung unsichtbar bleibender Kryställchen.

Die empirische Grundlage der Micellartheorie bilden das Verhalten der Stärkekörner, der vegetabilischen Zellhaut und der in

manchen Pflanzenzellen auftretenden Eiweisskrystalle bei der Wasseraufnahme, das Verhalten aller dieser Gebilde im polarisirten Lichte, endlich einige Cohäsionverhältnisse, welche, namentlich bei der Wasserabgabe, die Stärkekörner darbieten.

Das constante Vorkommen von Wasser in allen organisirten Gebilden und das grosse Bestreben der letzteren, bis zu einer bestimmten Grenze Wasser aufzunehmen, mit demselben sich zu imbibiren und dabei zu quellen, hat Nägeli veranlasst, diesen Imbibitions- und Quellungsprocess näher zu verfolgen.

Ein in Wasser löslicher Krystall verschwindet in Folge der Anziehung, welche zwischen den Wassermolecülen und den Krystallmolecülen besteht, nach einiger Zeit, wenn nur die genügende Menge des Lösungsmittels vorhanden ist, als fester Körper vollständig; anders verhalten sich die organisirten, überhaupt alle begrenzt quellbaren Körper: sie nehmen nur eine bestimmte Wassermenge auf, ohne ihren Zusammenhang zu verlieren. Aus diesem Verhalten schloss Nägeli, dass die organisirten (überhaupt die begrenzt quellbaren) Substanzen aus festen, nicht imbibirbaren Substanztheilchen bestehen müssen, welche zu Wasser eine grosse Anziehung besitzen. Die Anziehung der festen Substanztheilchen zum Wasser ist eine grössere, als die dieser Theilchen untereinander; in Folge dessen werden diese festen Körperchen durch das eindringende Wasser wie durch einen Keil auseinandergedrängt.

Nägeli betrachtete diese festen, nicht imbibirbaren Theilchen der quellbaren Substanz anfangs als Molecüle, später als Molecülgruppen, die er mit dem Namen Micelle bezeichnete. Nach seiner Vorstellung umkleiden sich bei der Imbibition alle Micelle mit Wasserhüllen, deren Grösse und Form von der Gestalt der Micelle abhängig sein muss. Je kleiner ein Micell ist, desto grösser ist die Anziehungskraft desselben für Wasser, desto grösser wird also — im Vergleiche zu seiner eigenen Masse — die um dieses Micell sich lagernde Wasserhülle sein. Wenn das Micell ein nach den verschiedenen Richtungen des Raumes verschieden ausgedehnter Körper wäre, so müsste — in Consequenz dieser Auffassung — die kleinste Dicke der Wasserhülle

über der grössten, die grösste Dicke derselben über der kleinsten Axe zu liegen kommen. Endlich nimmt Nägeli an, dass in vollkommen wasserfreiem Zustande die Micelle einander so nahe gerückt sind, dass kein Molecül zwischen denselben Platz findet, sie also, um mit Nägeli zu sprechen, sich berühren.

Auf diese Weise ist es gelungen, eine selbstverständlich nur hypothetische, aber klare und derzeit wohl unanfechtbare Vorstellung der Imbibition und Quellung zu geben. Ein weiteres Eingehen in die höchst interessanten und scharfsinnigen theoretischen Detailbetrachtungen über die Quellung liegt nicht im Plane meiner Darstellung, und ich habe nur noch zu erwähnen, dass es mit Zuhilfenahme der Nägeli'schen Quellungstheorie gelungen ist, die Quellungserscheinungen in durchaus befriedigender Weise zu erklären. So z. B. die vergrösserte Wasseraufnahme bei der Kleisterbildung aus Stärke, wo eine Zertrümmerung der Micelle anzunehmen ist, deren nunmehr freigewordene Theilchen in Folge der vergrösserten Oberfläche eine grössere Wassermenge zu binden im Stande sind; oder die Verschleimung anfangs wenig quellbarer Zellhäute, welche unter der gleichfalls zulässigen Annahme, dass die diese Membranen zusammensetzenden Micelle eine Zertheilung erfahren haben, nunmehr ein grösseres Wasserquantum aufzunehmen befähigt werden.

Es ist schon nach dem Mitgetheilten ersichtlich, dass der weitere Ausbau der Micellartheorie dazu drängte, die Form der Micelle ausfindig zu machen.

Nägeli hat viel Scharfsinn darauf verwendet, diese Frage zu lösen. Es geschah dies schon in der ersten seiner einschlägigen Publicationen, und zwar mit Hauptrücksichtnahme auf die »Molecüle« (Micelle) der Stärkekörner.

Er versuchte zunächst aus dem Wassergehalte der Stärke auf die Form der Micelle zu schliessen. Diese Betrachtung hat aber nur zu dem Ergebnisse geführt, dass unter der Voraussetzung günstiger Lage und unmittelbarer Berührung der factische Wassergehalt der Stärkekörner (oder bestimmter Schichten derselben) zu klein ist, um mit der Kugelgestalt in Einklang gebracht werden zu können. Es ist

also unwahrscheinlich, dass die Micelle der Stärkekörner die Kugelgestalt besitzen. Auch die später noch zu erwähnenden Cohäsionsverhältnisse der Stärkekörner sind der Annahme der Kugelgestalt ungünstig.

Nägeli legte seiner Theorie auch die Annahme zu Grunde, dass das Micell die Gestalt eines Polyeders besitze.[1]) Man kann aber nur die Möglichkeit dieser Aufstellung zugeben. Denn diese Annahme geht von der nicht bewiesenen Voraussetzung aus, dass die Micelle bis zur gegenseitigen Berührung einander genähert sind, soferne sie an der Zusammensetzung eines in absolut trockenem Zustande befindlichen Körpers Antheil nehmen. Wie aber beispielsweise eine von wellenförmig contourirten Zellen gebildete Oberhaut lehrt und wie sich eigentlich von selbst versteht, so können auch von krummen Flächen begrenzte Körper sich so vollkommen berühren, dass zwischen ihnen keinerlei Hohlräume bestehen. Also nur unter der Annahme, dass die Micelle eine sehr einfache Gestalt besitzen, kann deren Polyedergestalt eingeräumt werden. Gleich der Form ist auch die Grösse der Micelle und der intermicellaren Räume eine durchaus hypothetische Sache.[2])

Später (1862) meinte Nägeli[3]) einen schlagenden Beweis für die Polyedergestalt der Micelle in dem Verhalten der Stärkekörner und vegetabilischen Zellmembranen gegen das polarisirte Licht gefunden zu haben. Er glaubte nämlich, dass die schon früher von anderen Forschern[4]) aufgefundene Doppelbrechung der genannten organisirten Gebilde nothwendigerweise die Folge eines krystall-

---

[1]) Anfänglich (Stärkekörner) nahm Nägeli an, dass die Micelle in ihren ersten Entwicklungsstadien auch die sphärische Gestalt annehmen können, später langgestreckt sphäroidisch werden und schliesslich erst eine Abplattung erfahren.

[2]) Siehe hierüber auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I (1881), pag. 15.

[3]) Siehe die zweite der oben genannten Abhandlungen Nägeli's.

[4]) Die ersten Beobachtungen über die Doppelbrechung organisirter Substanzen wurden zwischen 1815 und 1835 von Brewster (Philos. Trans.) angestellt. Die Doppelbrechung der Stärke constatirte zuerst Erlach (Müller's Archiv 1845). Vor Nägeli haben Doppelbrechung pflanzlicher Objecte H. v. Mohl, Schacht und Valentin festgestellt. Siehe hierüber Valentin, Die Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe im polarisirten Lichte. Leipzig 1861.

artigen Charakters der Micelle sein müsse, und formulirte nunmehr seine Theorie folgendermassen: »Die organisirten Substanzen bestehen aus krystallinischen doppelbrechenden Molecülen, die lose, aber in bestimmter regelmässiger Anordnung nebeneinander liegen. Im befeuchteten Zustande ist, in Folge überwiegender Anziehung, jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; im trockenen Zustande berühren sie sich gegenseitig.« [1])

Durch Nägeli's Annahme, dass die Micelle selbst doppelbrechend seien, und dass ihnen in den organisirten Gebilden eine bestimmte Anordnung zukomme, war eine Erklärung der Doppelbrechung dieser Gebilde gewonnen worden. Diese Erklärung hielt aber späteren Untersuchungen über den optischen Charakter der organisirten Substanzen nicht Stand, indem man erkannte, dass die Anisotropie eines Körpers auf sehr verschiedenen Ursachen beruhen könne. [2])

Am vollständigsten hat V. v. Ebner die Ursachen, welche die im polarisirten Lichte sich kundgebenden Interferenzerscheinungen organisirter Substanzen des Pflanzen- und Thierkörpers hervorzubringen im Stande sind, zusammengefasst. [3]) Es ist nicht nothwendig, hier auf alle Hypothesen, welche behufs Erklärung der Doppelbrechung pflanzlicher und thierischer Substanzen aufgestellt wurden, einzugehen. Es genügt für unsere Zwecke, zu zeigen, dass es gelingt, auf Grund von Thatsachen eine Erklärung der Doppelbrechung der organisirten

---

[1]) l. c., pag. 203. Was hier als Molecül bezeichnet ist, entspricht jener Molecülaggregation, welche Nägeli später Micell genannt hat.

[2]) Es ist mehrfach behauptet worden, dass Brücke insoferne mit Nägeli in Betreff der Frage über das Zustandekommen der Doppelbrechung organisirter Körper übereinstimme, als er die doppelbrechenden Körperchen (Disdiaklasten, bez. deren Zusammensetzungsstücke) der in der quergestreiften Muskelfaser auftretenden Sarkouselements für Krystalle erklärt haben soll. Dies hat Brücke nie behauptet. Er hält vielmehr die Disdiaklasten in Folge ihrer specifischen Organisation für doppelbrechend. (Nach gefälligen mündlichen Mittheilungen des Herrn Prof. v. Brücke. Siehe auch Brücke's Vorlesungen über Physiologie, 4. Aufl., I., pag. 50), wo ausdrücklich bemerkt wird, dass den Disdiaklasten der Krystallcharakter nicht zugeschrieben werden könne.)

[3]) V. v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882.

Gebilde zu geben, ohne die Anisotropie in die hypothetischen Micelle verlegen zu müssen.

Es hat schon vor langer Zeit Brewster[1]) isotrope, organische (colloidale) Substanzen durch Druck doppelbrechend gemacht und die durch die mechanische Einwirkung entstandenen Spannungszustände als die Ursachen der veränderten optischen Eigenschaften nachgewiesen. Auch gelang es ihm, durch Hervorrufung von Spannungen in Horn und Schildpatt die doppelbrechende Eigenschaft derselben zu verstärken.

Schon die grossen Spannungen, welche durch die in den Pflanzenzellen herrschenden, oft ausserordentlich starken osmotischen Drucke nothwendig hervorgerufen werden müssen, legen den Gedanken nahe, die Doppelbrechung der Zellhäute im Brewster'schen Sinne zu erklären.

Am eingehendsten hat sich v. Ebner mit diesem Gegenstande beschäftigt und gezeigt, dass alle im polarisirten Lichte zustandekommenden Interferenzerscheinungen der organisirten Gebilde sich ungezwungen durch Spannungen erklären lassen, eine Auffassung, welche schon früher von einigen Botanikern[2]) ausgesprochen wurde.

Von entscheidender Bedeutung sind folgende von v. Ebner ausgeführte Versuche. Nach Nägeli ändern sich die optischen Constanten organischer Substanzen durch Druck und Zug auch im imbibirten Zustande nicht. Wenn nun die Beobachtung zur Evidenz das Gegentheil lehrt, so muss wohl die Doppelbrechung durch auf Zug- und Druckwirkungen beruhende Spannungen erklärt werden, und es ist überflüssig, die Anisotropie der organisirten Substanz auf die krystallinischen Micelle zurückzuführen. Es hat nun v. Ebner eine Reihe von vegetabilischen Objecten ausfindig gemacht, an welchen sich ohne Schwierigkeit die Aenderung der im polarisirten Lichte stattfindenden Interferenzerscheinungen constatiren lässt. Die instructivsten dieser Objecte sind jene, welche, an sich isotrop, erst durch

---

[1]) Brewster, Philos. Transact. 1816.

[2]) Wiesner, Anatomie u. Physiologie der Pflanzen, 1. Aufl., 1881, pag. 260, und Ebner, l. c., pag. 17—34.

Spannung anisotrop werden, z. B. das Mycelium von *Tremella*, welches nach Imbibition mit Wasser, zwischen den gekreuzten Nicols des Polarisationsmikroskopes betrachtet, isotrop erscheint, über der Gypsplatte Roth I. O. kaum eine Spur von Doppelbrechung erkennen lässt, aber nach Anwendung eines schwachen Druckes, wie ein solcher durch Drücken mittelst einer Nadel auf das Deckgläschen hervorgebracht wird, in lebhaften Farben erglänzt. Auch das Endosperm von *Ceratonia Siliqua* lässt sowohl durch Druck, desgleichen durch Zug eine höchst auffällige Steigerung der Doppelbrechung erkennen. Die Zellmembranen mehrerer Algen, die Cuticula und die Samenhäute einiger höheren Pflanzen boten ähnliche Verhältnisse dar.[1]) Im Ganzen erweisen sich vegetabilische Gewebe und Gewebsbestandtheile bei Spannungsversuchen viel weniger günstig als thierische. Da nun Nägeli blos auf pflanzliche Objecte sein Augenmerk lenkte und unter diesen eine der Fragestellung sehr ungünstige Auswahl traf, so gelangte er bei den Dehnungs- und Pressungsversuchen zu Resultaten, welche seiner Theorie scheinbar sehr günstig waren. Die Objecte, welche er in seinen Spannungsversuchen verwendete, befanden sich schon in einem so hochgespannten Zustande, dass die in das Experiment eingeführten dehnenden und drückenden Kräfte viel zu gering waren, um eine deutliche Aenderung in den optischen Constanten des Versuchsmateriales erkennen zu lassen. Auch v. Ebner erhielt bei seinen mit Bastfasern u. dergl. ausserordentlich stark doppelbrechenden Gewebsbestandtheilen unternommenen Versuchen fast nur negative Resultate, die aber durchaus in diesen den beabsichtigten Versuchen ungünstigen Materialien ihren Grund hatten.

Ich gelange nun zu Nägeli's Auffassung der Schichtung der Stärkekörner und der Schichtung und Streifung der Zellhaut. Unter Schichtung versteht Nägeli, wie derzeit alle Botaniker, eine im Ganzen zur Grenzfläche des betreffenden Objectes parallele Lamellirung, unter Streifung hingegen eine Lamellenbildung, welche die früher genannte »Schichtung« durchkreuzt.

---

[1]) v. Ebner, l. c., pag. 209 ff.

Vor Nägeli nahm man allgemein an, dass die »Schichten« in streng centripetaler Richtung durch Apposition aus dem Protoplasma sich ablagern, eine sehr rohe Vorstellung, welche mit dem starken Oberflächenwachsthum dieser Schichten und der Zellhaut überhaupt nur schwer in Einklang zu bringen ist. Es ist nun das grosse Verdienst Nägeli's, das Ungenügende dieser Appositionstheorie dargelegt und bewiesen zu haben, dass ohne Annahme einer Einlagerung von Substanz zwischen die schon vorhandene die Erscheinungen des Wachsthums nicht verständlich zu machen sind.

Nach Nägeli's Hypothese beruht sowohl die Schichtung als die Streifung auf einer Wechsellagerung wasserarmer und wasserreicher Substanz. Die Brechungsunterschiede, welche das Auftreten der Lamellen bedingen, sind also nach seiner Auffassung nicht in chemischer Ungleichheit, sondern nur darin begründet, dass die stärker lichtbrechenden ärmer, die schwächer lichtbrechenden reicher an Wasser sind, bei sonst gleicher substanzieller Beschaffenheit. Die angenommene Wechsellagerung wasserarmer und wasserreicher Substanz lässt sich leicht aus seiner Grundauffassung über den micellaren Bau der organisirten Gebilde klar machen. Denn selbst wenn man die einfachste Annahme macht, nämlich die Zusammensetzung des betreffenden Objectes aus Micellen gleicher Grösse voraussetzt, die in horizontalen Reihen nebeneinander und in verticalen Reihen übereinander liegen, und von denen jedes einzelne eine Wasserhülle besitzt, so kommen, wie sehr leicht einzusehen ist, abwechselnd verschieden lichtbrechende Schichten zu Stande. Da aber die Micelle selbst bei stärkster Vergrösserung noch unsichtbar bleiben, so könnte die auf diese Weise zu Stande kommende Schichtung nicht in Erscheinung treten. Es muss also, damit die Schichtung wahrnehmbar werde, angenommen werden, dass Schichtencomplexe kleiner und grosser Micelle mit einander abwechseln, von denen die ersteren unter sonst gleichen Verhältnissen mehr Wasser enthalten müssen als die letzteren, da ein Micell eine desto grössere Anziehung zum Wasser besitzt, je grösser seine relative Oberfläche ist, mit anderen Worten, je kleiner es ist. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser seiner Auffassung erblickt

Nägeli in der Beobachtung, dass die Schichtung bei einem bestimmten Wassergehalte am deutlichsten wird, und sowohl mit der Zu-, als auch mit der Abnahme des Wassergehaltes immer undeutlicher wird und endlich gänzlich verschwindet. Im wasserfreien Zustande berühren sich nach Nägeli die Micelle, und da die an dem Aufbau eines bestimmten organischen Gebildes Antheil nehmenden Micelle nach Nägeli's Auffassung miteinander im chemischen und physikalischen Verhalten, vor Allem in der Lichtbrechung übereinstimmen, so muss im wasserfreien Zustande jede Schichtung verschwinden.

Die Streifung der Zellhäute wird von Nägeli in analoger Weise erklärt. Auch dieses Structurverhältniss ist bei einem bestimmten Wassergehalte am deutlichsten wahrzunehmen und muss für das Auge verschwinden, wenn der Wassergehalt auf Null sinkt oder eine gewisse Grenze überschreitet.

Nach der Nägeli'schen Micellarhypothese ist also, strenge genommen, die Schichtung als solche vom Wassergehalte unabhängig, denn es wechseln schichtenweise grössere und kleinere Micelle miteinander ab, und nur das Sichtbarwerden der Schichten wird durch die ungleiche Wassereinlagerung bedingt.

Ich hatte schon vor Jahren auf einige Thatsachen hingewiesen, welche mit Nägeli's Vorstellung über das Zustandekommen von Schichtung und Streifung nicht in Einklang zu bringen sind.[1]) So wird die Schichtung, beziehungsweise Streifung der Zellhäute durch vollständige Entwässerung nicht ganz aufgehoben, ja sie tritt in einzelnen Fällen sogar mit grösserer Schärfe hervor, so z. B. die Streifung der Tracheïden der Fichte nach vollständiger Entwässerung derselben bei einer Temperatur von 110° C. Chromsäure ruft in vielen Zellmembranen, offenbar in Folge ihrer oxydirenden Wirkung, Schichtung oder Streifung hervor, welche weder durch Zufuhr von Wasser, noch durch wasserentziehende Mittel Lamellirung zu erkennen geben. Diese Wahrnehmungen führten mich zu der Ansicht, dass die Schichten und Streifen, welche wir an Zellmembranen sehen, ihren Grund in

[1]) Elemente der wissenschaftlichen Botanik. I. Bd. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1. Aufl. Wien 1881, pag. 257.

physikalischen, beziehungsweise chemischen Verschiedenheiten der differenzirt erscheinenden Hautantheile haben, welche in einer ungleichen Lichtbrechung zum Ausdrucke kommen.[1]) Diese Auffassung schliesst selbstverständlich nicht aus, dass in vielen Fällen Zufuhr oder Entziehung von Wasser innerhalb der Zellhaut, beziehungsweise des Stärkekorns, das Hervortreten der Schichtung in hohem Grade begünstigen könne.

In einem der folgenden Capitel komme ich nochmals auf Schichtung und Streifung zurück; es wird dort gezeigt werden, dass diese Erscheinungen der Ausdruck bestimmter Organisationseigenthümlichkeiten der betreffenden Gebilde sind.

Bevor Nägeli mit seiner Theorie hervortrat, erklärten die Botaniker allenthalben das Wachsthum der Zellhäute und überhaupt der organisirten Gebilde durch Apposition, während unter den Zoologen, im Anschlusse an Schwann, vielfach die Annahme eines Intussusceptionswachsthums platzgegriffen hatte. Nägeli erwarb sich auch in der Wachsthumsfrage das grosse Verdienst, die Schwächen und Fehler der damals herrschend gewesenen Ansicht blossgelegt und einer den Thatsachen entsprechenderen Auffassung Bahn gebrochen zu haben. Unter Hinweis auf die starke Oberflächenvergrösserung wachsender Theile und andere Wachsthumseigenthümlichkeiten, welche sich mit der Annahme einer einfachen Apposition in offenbarem Widerspruche befinden, entwickelte er aus seiner Micellarhypothese eine Vorstellung über Intussusception, welche von den meisten Botanikern angenommen wurde. Die Intussusceptionshypothese Nägeli's nimmt an, dass gleich einem Krystall jedes Micell durch Apposition wachse, dass aber zwischen den schon vorhandenen Micellen neue entstehen, die sich entsprechend ihrer Grösse und Form mit mehr oder minder grossen Wasserhüllen umkleiden und zwischen die vorhandenen einfügen, selbstverständlich nach Ueberwindung der innerhalb der vorhergebildeten Substanz

---

[1]) Diese Auffassung ist auch auf die Stärkekörner zu übertragen und es ist auch mehrfach darauf hingewiesen worden, dass die Schichtung derselben auf eine ungleiche Vertheilung von Granulose und Cellulose zurückzuführen sei. S. u. a. Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe etc. 1877, pag. 123. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I., pag. 16.

thätigen Cohäsionskräfte. Die Einschiebung neuer Micelle innerhalb stark cohärenter Zellhäute zu erklären, ist mit mancherlei Schwierigkeiten verbunden, welche, soweit sie sich auf die Zellhaut beziehen, durch die von Sachs und de Vries begründete Lehre von der Beeinflussung des Wachsthums der Zellhäute durch den Turgor der Zelle überwunden erscheinen. Auf diesen Punkt der Wachsthumslehre komme ich in einem späteren Capitel zurück; hier handelt es sich nur um die Frage, welche Umstände nach Nägeli die Cohäsionsverhältnisse eines wachsenden Gebildes derart gestalten, dass die Einlagerung an einer bestimmten Stelle erfolgen muss, und wie er sich die Entstehung überhaupt jener Micelle denkt, welche sich zwischen die vorhandenen einschieben.

Die erstere Frage hat Nägeli unter Zugrundelegung von an Stärkekörnern gemachten Beobachtungen in sehr geistreicher Weise gelöst. Schon der optische Charakter der Stärkekorn- oder der Zellhautschichten liess ihn eine bestimmte Orientirung der Micelle annehmen. Diese sind (krystallographisch) dreiaxig; eine Axe liegt in radialer und zwei (natürlich in einer Ebene) tangential, also in der Richtung der Schichten, jede einzelne den Richtungen der Streifung folgend. Wären die Micelle gleich grosse Kugeln oder gleich grosse tessulare Krystalle, so müssten die Wasserhüllen überall gleich gross sein, und auch die Cohäsion würde an allen Stellen des betreffenden Gebildes dieselbe sein. Die Einlagerung neuer Micelle müsste an allen Punkten in gleicher Weise erfolgen und das Wachsthum wäre somit ein gleichmässiges. Nun ist aber das Wachsthum in der Regel in tangentialer Richtung am grössten. Nimmt man an, dass die grösste Axe der Micelle in die radiale Richtung fällt, dann muss nothwendigerweise die grösste Axe der Wasserhülle senkrecht auf dieser Richtung stehen; es ist dann also dort nicht nur der grösste Raum für die Einlagerung neuer Micelle vorhanden, sondern an diesen Stellen ist auch die Cohäsion am geringsten; es wird also die Einlagerung der Micelle in der Richtung der Tangente am meisten begünstigt sein. Damit fand das vor Nägeli nicht beachtete Flächenwachsthum eine sehr sinnreiche und einleuchtende Erklärung, und damit schien die grösste

Schwierigkeit, welche der Annahme des Intussusceptionswachsthums entgegenstand, überwunden.

Die zweite Frage, wie die Entstehung der neuen, zwischen die vorhandenen sich einschiebenden Micelle erfolge, hat Nägeli nicht einheitlich gelöst. Er nimmt vielmehr an, dass diese neuen Micelle entweder sich direct aus der Imbibitionsflüssigkeit ausscheiden, sei es, dass sie nach Art der aus Lösungen entstehenden Krystalle sich hervorbilden, sei es, dass sie in Folge eines chemischen Processes die unlösliche Form annehmen oder als Producte der Fragmentation eines grösseren Micells sich darstellen. Der erstere Modus — die Ausscheidung der neuen Micelle aus einer Lösung — scheint nach Nägeli derjenige zu sein, welcher sich im normalen Gange des Wachsthums einstellt; der letztere wird für jene Fälle angenommen, in welchen eine verstärkte Quellungsfähigkeit wahrgenommen wird, z. B. wenn eine Verschleimung einer Zellhaut stattfindet, oder bei der starken Quellung eines Stärkekorns. Die ausserordentlich grosse Wasseraufnahme eines verkleisternden Stärkekorns erklärt Nägeli, wie schon bemerkt, durch eine weitgehende Zertrümmerung der Micelle des normalen Amylumkorns. Die Kleinheit der auf diese Weise entstandenen Theilkörper bedingt eine Vergrösserung ihrer relativen Oberfläche, welche die gesteigerte Wasseraufnahme zur Folge hat. In ähnlicher Weise erklärt sich Nägeli die bei Verschleimung und anderen im Zellenleben vorkommenden, auf plötzlich gesteigerter Wasseraufnahme beruhenden Volumszunahmen der betreffenden Theile.

Im normalen Wachsthum entsteht also nach Nägeli das neue Micell gewissermassen spontan, ohne thätige Mitwirkung der schon organisirten Substanz, also in ähnlicher Weise, wie sich Schwann das Auftreten des Kernkörperchens dachte. Der ganze Process des Wachsthums ist mithin nach Nägeli eine Art Krystallisation, die, soweit sie das Wachsthum des Micells selbst anlangt, gleich der Volumszunahme eines Krystalls durch Apposition vor sich geht, während die ferneren Neubildungen auf Intussusception beruhen. Da nun Processe bekannt geworden sind, in welchen auch leblose Körper durch Intussusception

wachsen (Traube's Zellen),[1]) so besteht also nach der vorgetragenen Lehre kein wesentlicher Unterschied zwischen dem Wachsthum von Anorganismen und jenem lebender Gebilde, denn beide vermögen sowohl durch Apposition als durch Intussusception sich zu vergrössern.

Nägeli's scharfsinnig erdachte Theorie erklärte nach molecular-physikalischen Principien das Wachsthum, und spätere Versuche, auf die ich in der Folge noch werde einzugehen haben, das ganze organische Wachsthum in analoger Weise gänzlich auf Apposition zurückzuführen, haben diese Lehre nicht zu entkräftigen vermocht. Wie aber schon in der Einleitung angedeutet wurde, gibt uns die Micellartheorie keine befriedigende Erklärung des organischen Wachsthums, indem sie nicht mit dem wichtigen Factor rechnet, dass alles Lebende (Organisirte) und selbst in seinen kleinsten Formen nur aus dem Lebenden, und zwar direct, hervorgeht.

Die Untersuchungen Nägeli's, welche in die bisher abgehandelte Periode seiner Micellartheorie fallen, haben also, so können wir nun kurz zusammenfassen, zu einer einleuchtenden und bisher nicht widerlegten hypothetischen Erklärung der Quellung organisirter Gebilde geführt; sie leiteten ferner zu einer Hypothese über das Zustandekommen von Schichtung, Streifung und Doppelbrechung der Zellhäute, beziehungsweise der Stärkekörner, welche anfangs mit den Beobachtungen harmonirte, nunmehr aber nicht mehr mit den Thatsachen in Einklang zu bringen ist; sie schufen eine auf molecular-physikalischer Grundlage ruhende Theorie der Intussusception, welche das Flächenwachsthum ebenso wie das Dickenwachsthum verständlich machte und mithin einen Fortschritt gegenüber der älteren Appositionslehre bedeutet, aber doch zu einer naturgemässen Auffassung des Wachsthums nicht ausreicht, wie in den späteren Capiteln gezeigt werden wird.

Auf andere als die hier discutirten Momente ist Nägeli in der genannten Periode nicht oder nur gelegentlich eingegangen.[2])

---

[1]) Archiv für Anatomie und Physiologie von du Bois-Reymond und Reichert. 1867.

[2]) Nur um das schon damals erkennbare Bestreben Nägeli's, die Probleme des Lebens auf einfache physikalische oder chemische Verhältnisse zurückzuführen, zu charakterisiren, gebe ich hier die Vorstellung wieder, welche er sich über die

In seiner später erschienenen mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre machte Nägeli von der Micellarhypothese den umfassendsten Gebrauch, indem er dieselbe, wie schon der Titel seines neuen Buches vermuthen lässt, zur Lösung der schwierigsten und grössten Probleme, welche in neuerer Zeit im Gebiete der Biologie auftauchten, heranzog, nachdem er in einer wenige Jahre vorher erschienenen Schrift[1]) seine Lehre in einigen wesentlichen Punkten erweitert hatte.

Ehe ich auf die Darstellung und Kritik seiner modificirten Lehre eingehe, scheint es mir zweckmässig, die Aufnahme, welche die Nägeli'sche Theorie gefunden, kurz zu berühren und zu zeigen, welche Erweiterungen, beziehungsweise welche Correctur sie von Seite anderer Forscher erfuhr.

Wohl nie noch war auf die Lösung eines botanischen Problems mehr Scharfsinn und Mühe verwendet worden, als Nägeli der Grundlage seiner Lehre über die Molecularstructur der Pflanze zu Theil werden liess. Es ist ferner selten im Gebiete der Botanik ein Gegenstand mit grösserer Consequenz durchgeführt worden. Auch fallen die betreffenden Arbeiten in eine Zeit des Aufwachens der physiologischen Forschung, in welcher man hoffte, die bis dahin nur empirisch betrachteten morphologischen Verhältnisse einer causalen Erklärung zugänglich zu machen. Aus diesen Gründen erklärt sich theilweise die beispiellos glänzende Aufnahme, welche die Nägeli'sche Lehre wenigstens unter den deutschen Botanikern gefunden.

Constanz der Formen der Stärkekörner bei bestimmten Pflanzenspecies gebildet hat. Es ist, sagt Nägeli (Stärkekörner, pag. 376), überraschend, dass keine Pflanzenart in der Beschaffenheit ihrer Stärkekörner mit einer anderen übereinstimmt. Diese, wie wir uns ausdrücken, durch Erblichkeit festgehaltene Eigenthümlichkeit der Stärkekörner erklärt Nägeli in folgender primitiver Weise. Die ersten Micelle jedes Stärkekorns scheiden sich aus einer Flüssigkeit aus (l. c., pag. 377), welche für die betreffende Pflanzenart eine specifische Constitution besitzen wird. Er meint, dass, gleich den Formen der Stärkekörner, auch die Flüssigkeiten, aus welchen sich die das Amylumkorn constituirenden Micelle ausscheiden, nicht in zwei Pflanzenarten völlig miteinander übereinstimmen werden. Diese Verschiedenheit der in den Zellen enthaltenen Lösungen ist es nun, welche nach Nägeli's Auffassung einzig und allein massgebend ist für die specifische Form der Stärkekörner.

[1]) Theorie der Gährung. München 1879.

Wie man bald nach dem Erscheinen der oben genannten Publicationen Nägeli's über dessen Theorie urtheilte, hat Sachs zum Ausdrucke gebracht, indem er in seiner Experimentalphysiologie[1]) der Molecularstructur organisirter Gebilde ein ganzes Capitel widmete und die in den erwähnten Arbeiten ausgesprochenen Ansichten den hervorragendsten und folgereichsten Leistungen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie beizählte.[2])

Abgesehen von einigen unwesentlichen Abweichungen stimmte Sachs den Ausführungen Nägeli's in Betreff der Structur und des Wachsthums der Stärke und der Zellhäute vollkommen bei, ging aber einen Schritt weiter, indem er die an der Hand der cohärenten Zellenbestandtheile gewonnenen Anschauungen auf die weichen, plastischen Protoplasmagebilde übertrug. Wesentlich Neues hat diese Durchführung

[1]) Leipzig 1865, pag. 398.

[2]) Bezeichnend für die Hoffnungen, welche man auf die neue Theorie setzte, ist folgende Stelle in Sachs' Geschichte der Botanik (1875, pag. 378): »Es war ein merkwürdiges Zusammentreffen, dass Nägeli's Moleculartheorie der organisirten Gebilde, welche auch für die Zootomie nicht unfruchtbar bleiben wird, in demselben Jahre, um 1860, zur Ausbildung gelangte, in denen auch Darwin zuerst mit seiner Descendenztheorie hervortrat. Auf den ersten Blick scheinen beide Theorien in gar keinem Zusammenhange zu stehen, dieses zeitliche Zusammentreffen also ein ganz zufälliges zu sein. Geht man jedoch tiefer in die Sache ein, so findet man eine für die Geschichte der Naturwissenschaften sehr bedeutungsvolle Aehnlichkeit beider Theorien: durch beide wurde nämlich die bisherige fomale Betrachtung organischer Formen auf eine causale zurückgeführt; wie Darwin's Lehre darauf ausgeht, die specifischen Formen der Thiere und Pflanzen aus der Erblichkeit und Variabilität unter dem zerstörenden oder begünstigenden Einflusse äusserer Umstände ursächlich zu erklären, so steckt sich Nägeli's Theorie das Ziel, das Wachsthum und die innere Structur organisirter Körper auf physikalisch-chemische und mechanische Vorgänge zurückzuführen. Die Zukunft wird zeigen, ob die von Nägeli gewonnenen Anschauungen in ihrer weiteren Ausbildung nicht dazu beitragen werden, auch der Descendenztheorie eine tiefere Begründung zu geben, insoferne es nicht unwahrscheinlich ist, dass ein tieferes Verständniss der Molecularstructur der Organismen den dunklen Begriffen Erblichkeit und Variabilität mehr Licht und Klarheit geben könnte.« Sachs gab durch diese Bemerkungen den unter den Naturforschern der organischen Richtung weit verbreiteten Gedanken, dass schon die derzeitigen Kenntnisse und Anschauungen der allgemeinen Moleculartheorie in absehbarer Zeit zu einer den Geist befriedigenden Lösung der schwierigsten Probleme des Lebens führen könnten, beredten Ausdruck und hat durch seinen Ausspruch gewissermassen das Erscheinen der »mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre« vorgeahnt.

nicht zu Tage gefördert, bot aber doch den Vortheil, dass das Protoplasma, das trotz der vorhergegangenen tiefen, später noch zu besprechenden Untersuchungen Brücke's von vielen Botanikern noch immer als eine Flüssigkeit angesehen wurde, als eine organisirte Substanz [1]) aufgefasst werden konnte, welche aus festen, nicht imbibirbaren Theilchen (Micellen) und Wasser besteht, das zum grossen Theile, in manchen Fällen ausschliesslich, als Imbibitionswasser vorhanden ist.

Im Grossen und Ganzen hat sich auch Pfeffer [2]) der Nägelischen Theorie und deren Weiterführung durch Sachs angeschlossen, und wenn er auch im einzelnen Manches für hypothetisch oder unsicher erklärte, was in der Theorie als evident erschlossen dargestellt erscheint, so hat er andererseits die Theorie insoferne gestützt, als er manche Einwendung, die gegen Nägeli erhoben werden konnte, entkräftigte und den Thesen der Theorie auch in einzelnen Punkten eine schärfere Fassung zu geben versuchte.

So gibt Pfeffer wohl den krystallinischen Charakter der Micelle im Stärkekorn und in der Zellhaut zu, ist aber im Zweifel darüber, ob auch die Micelle des Protoplasma den Krystallcharakter besitzen. [3]) Alle aus Imbibition und Diffusion abgeleiteten Angaben über Grösse der Micelle und der intermicellaren Räume betrachtet er als sehr hypothetisch. Während die Hypothese Nägeli's fordert, dass mit der vollständigen Austrocknung Schichtung und Streifung verschwinden, weist Pfeffer auf mechanische Ursachen hin, welche Spannungen zur Folge haben und so Veranlassung zur Entstehung von Lamellen geben können, so zwar, dass absolut trockene und noch geschichtet erscheinende organisirte Gebilde nicht als ein zwingender Einwand gegen die Micellarhypothese zu betrachten wären. Den Begriff Micell

---

[1]) Die von Sachs gemachte Bemerkung (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, pag. 263), dass er es gewesen sei, welcher die organisirte Natur des Protoplasmas zuerst nachwies, ist dahin richtigzustellen, dass vier Jahre vor ihm Brücke in den »Elementarorganismen« diesen Nachweis, und zwar auf Grund viel zwingenderer Argumente führte.

[2]) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. — Derselbe, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881, Bd. I.

[3]) Physiologie. I., pag. 13.

hat Pfeffer dahin abgeändert, dass dasselbe entweder eine Moleculverbindung (»Tagma«, Osmot. Unters., pag. 32) oder ein höheres Moleculargebilde (»tagmatischer Complex«) oder endlich selbst ein Molecül (im Sinne der Chemie und Physik) sein könne, welchem aber gleich den höher componirten Micellen auch die Fähigkeit zukommt, sich mit einer Wasserhülle zu umgeben.

Wie man sieht, schränkt Pfeffer den Begriff der Organisation noch enger ein als Nägeli. Es scheint mir indess der Ausspruch Pfeffer's: »organisirt« ist jeder Körper, welcher in den physikalischen Eigenschaften (Imbibitionsfähigkeit, Quellbarkeit) mit den lebenden Substanzen übereinstimmt, gleichgiltig ob er von einem lebenden Organismus erzeugt wird oder nicht, gleichgiltig ob er organisch oder anorganisch ist,[1]) doch nur die letzte Consequenz der Micellarhypothese zu sein, die in der Nägeli'schen Darstellung nur nicht mit dieser Schärfe hervortritt. Im Wesentlichen besteht aber weder für Nägeli, noch für Pfeffer eine scharfe Grenze zwischen dem Lebenden und dem Unbelebten: das morphologische Element des todten Krystalls und des lebenden Organismus ist ein starres, nicht imbibitionsfähiges Körperchen, nach Nägeli stets ein doppelbrechendes Kryställchen.

Bis zu den Achtziger-Jahren beherrschte die Nägeli'sche Hypothese die deutschen Botaniker fast vollständig; hierauf erschienen einige Arbeiten, welche den Zweck verfolgten, die Intussusceptionstheorie zu widerlegen. Ich komme später auf diese Untersuchungen zurück, welche aber das Ansehen der Micellartheorie und der Intussusceptionslehre nicht zu erschüttern vermochten.

Merkwürdigerweise hat über das deutsche Gebiet hinaus die genannte Theorie fast keinen Boden gewonnen. Unter den französischen Botanikern ist sie wohl gekannt,[2]) allein es wird in dieselbe nicht näher eingegangen und es scheint, als würde man sie für zu speculativ halten.

---

[1]) Physiologie. I., pag. 13.
[2]) Siehe beispielsweise Duchartre, Éléments de botanique. Paris 1885. — Van Tieghem, Traité de botanique. Paris 1884.

Auch im Gebiete der Zoologie übte die Nägeli'sche Lehre, wenigstens in jener Form, in welcher sie sich zwischen 1858 und 1864 ausgebildet hat, wenig Wirkung aus. In den wichtigsten Werken und bedeutendsten auf die feinsten Organisationsverhältnisse reflectirenden Abhandlungen, z. B. in Brücke's und Wundt's Physiologien oder in Flemming's bekanntem Buche über Zellsubstanz,[1]) wird auf Nägeli's Veröffentlichungen nicht eingegangen. Soviel mir bekannt geworden, haben unter den Forschern der zoologischen Richtung blos Bernstein,[2]) Ranke[3]) und v. Ebner von Nägeli's Untersuchungen Notiz genommen. Bernstein nimmt gleich Nägeli krystallinische Micelle an; überhaupt versuchte er die Micellarhypothese auf den Bau der lebenden Substanz des thierischen Körpers zu übertragen. Ebner's eingehender Kritik der Micellartheorie wurde schon oben gedacht. Durch die gründlichen Untersuchungen dieses Forschers wurde nachgewiesen, dass die Erscheinungen der Doppelbrechung organisirter Körper durchaus nicht berechtigen, das Micell als Krystall aufzufassen. Hingegen steht v. Ebner in Bezug auf das Zustandekommen der Quellung und der Intussusception mit Nägeli nicht im Widerspruche. Ranke berührt Nägeli's Theorie und scheint dieselbe zu acceptiren.

Hin und wieder begegnet man in zoologischen Schriften Ansichten, welche an Nägeli's Lehre anklingen, ohne von ihr direct auszugehen. So nimmt beispielsweise Rauber[4]) im Protoplasma eine radial concentrische Structur an, supponirt also im Wesentlichen dieselbe Anordnung kleinerer Körperchen, wie eine solche von Nägeli für die Stärkekörner angegeben wurde, um hierauf und in Verbindung mit anderen Erscheinungen eine Vorstellung über das Wachsthum der Organe zu gründen. —

Nägeli's mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre verfolgt vor Allem den Zweck, die Descendenzlehre mechanisch

---

[1]) Leipzig 1882.

[2]) Bernstein, Ueber die Kräfte der lebenden Materie. Halle, Universitätsschrift 1880.

[3]) Ranke, Grundzüge der Physiologie des Menschen. 3. Aufl. Leipzig 1875.

[4]) Thier und Pflanze. Akademisches Programm. Leipzig 1881.

zu begründen. Es geschieht dies erstlich durch die Aufstellung einer Hypothese über die Anordnung und Weiterentwicklung der kleinsten organisirten Gebilde (Micelle) von in ontogenetischer, beziehungsweise phylogenetischer Entwicklung begriffener Organismen; sodann durch eine Discussion der Darwin'schen Lehre, wobei in jeder der zahlreichen Einzelnfragen nicht nur von der neuen Hypothese zur Erklärung der Erscheinungen Gebrauch gemacht wird, sondern die entsprechenden Auffassungen des grossen britischen Naturforschers einer kritischen Prüfung unterzogen werden.

Nach jeder dieser beiden Richtungen ist das Buch Nägeli's reich an scharfsinnigen, in die Tiefe dringenden Untersuchungen, sowie an eigenen Beobachtungen.

Unser Augenmerk kann nur auf jene Theile seines Werkes gerichtet sein, welche auf Fragen Bezug nehmen, deren Behandlung Gegenstand dieses Werkes bilden, also vorzugsweise auf den Abschnitt: »Das Idioplasma als Träger der erblichen Eigenschaften.«

Der erste Grundsatz, durch welchen sich Nägeli in seinem Werke leiten lässt, ist das Gesetz von der Erhaltung der Kraft, welcher Grundsatz selbstredend eine durchaus mechanische Auffassung der Erscheinungen zur Voraussetzung hat.

Damit ist ganz selbstverständlich der einzig mögliche Standpunkt gekennzeichnet, der auf naturwissenschaftlichem Gebiete überhaupt eingenommen werden kann.

Nägeli's Theorie geht ferner von dem sehr einleuchtenden Gedanken aus, dass alle Erscheinungen der gesetzmässigen Entwicklung, der Variabilität und der phylogenetischen Weiterbildung der Pflanzen und Thiere in einem bestimmten Antheile des Protoplasmas begründet sind. Dieser Träger der Erblichkeit, das Idioplasma, durchzieht in materiell oder zum mindesten in dynamisch ununterbrochenem Verlaufe den ganzen lebenden Organismus. Auf seine Zusammensetzung und Gestalt und auf die innerhalb derselben thätigen Molecularkräfte führt Nägeli den ganzen Complex der Descendenzphänomene zurück.

Behufs Aufstellung einer Hypothese über die Structur des Idioplasmas greift Nägeli auf dieselben Thesen zurück, welche die Grund-

lage seiner Micellartheorie bilden. Er sagt (l. c., pag. 35) ausdrücklich: »In dieser meiner Theorie (der idioplasmatischen Structur) ist nicht etwas Neues enthalten, das erst in die Physiologie eingeführt werden soll. Die Structur des Idioplasmas ist im Gegentheile nur einer bereits feststehenden analogen Structur anderer organisirten Körper nachgebildet. Jeder dieser Körper besteht aus krystallinischen Micellen, mikroskopisch unsichtbaren, aus einer grösseren oder kleineren Zahl von Molecülen bestehenden Kryställchen, von denen jedes im imbibirten Zustande mit einer Wasserhülle umgeben ist.« Im Uebrigen lässt sich Nägeli's Hypothese auf folgende Punkte zurückführen, welche entweder ursprüngliche Voraussetzungen sind, oder Ableitungen, welche in Rücksicht auf bereits bekannte Thatsachen durch die Annahme des Idioplasmas, beziehungsweise der Micelle sich ergeben.

1. Die erblichen Anlagen sind in der physikalischen und chemischen Beschaffenheit der Albuminate begründet.

Diese Prämisse wird von Vielen zugegeben werden, da dieselbe aus unserem Erfahrungswissen hervorzugehen scheint, und Nägeli betrachtet sie geradezu als eine Forderung unserer heutigen wissenschaftlichen Einsicht. Dagegen ist aber doch einzuwenden, dass, soweit wir genaue Kenntniss von der chemischen Beschaffenheit organisirter Substanzen besitzen, diese letzteren stets eine complexe chemische Zusammensetzung aufweisen und neben den Albuminaten noch zahlreiche andere Körper enthalten, welche durchaus nicht blosse Zerfallsproducte der Albuminate sind. Da das Charakteristische im Chemismus des Lebens in der Wechselwirkung der Stoffe besteht, so ist nicht ausgeschlossen, dass als Träger des Lebens und auch als Träger der erblichen Eigenschaften neben den Eiweisskörpern noch andere chemische Individuen erforderlich sein mögen.

2. Das Protoplasma besteht aus flüssigen und festen Bestandtheilen (Hygro- und Stereoplasma). Das Idioplasma bildet nur einen (sehr kleinen) Theil des festen Plasmas.

Der erste dieser beiden Sätze leitet sich allerdings schon aus Nägeli's Grundauffassung der Imbibition und Quellung ab, muss

aber doch besonders hervorgehoben werden, da derselbe auf unanfechtbaren Thatsachen beruht und auch zur Erklärung des Entstehens des Organisirten unerlässlich ist. Wie wir später sehen werden, wurde eine Hypothese der organischen Structur aufgestellt, welche das Protoplasma wieder als flüssigen Körper angesehen wissen will.

Der zweite Satz besagt, dass die erblichen Eigenschaften nicht durch gelöste Stoffe, sondern nur durch eine feste Combination von Micellen vermittelt werden kann. Es muss hier eingeschaltet werden, dass nach Nägeli's früher ausgesprochener Auffassung, welche in seiner Abstammungslehre nicht zurückgenommen erscheint, Micelle aus Lösungen sich bilden können, womit eingeräumt wird, dass Organisirtes aus Lösungen hervorgehen könne. Diese, wie erwähnt, schon bei Schwann vorkommende Anschauung halte ich angesichts unserer Erfahrungen über die Entstehung des Organisirten für bedenklich, um nicht zu sagen für irrthümlich. Jedenfalls ist sie unbewiesen und steht im Widerspruche mit meiner, allerdings nicht strenge bewiesenen, aber mit allen unseren Erfahrungen im Einklange stehenden Aufstellung, dass alles Lebende nur aus Lebendem hervorgehe.

3. Jede wahrnehmbare Eigenschaft ist im Idioplasma als Anlage vorhanden, es gibt deshalb so viele Arten von Idioplasmen, als es Combinationen von Eigenschaften innerhalb der Organismen gibt, oder mit Rücksicht auf die derzeit bestehende Lebewelt ausgedrückt: es gibt so viele Arten von Idioplasmen, als Thier- und Pflanzenformen existiren.

4. Der Keim ist dadurch charakterisirt, dass in ihm alle Eigenschaften des ausgebildeten Zustandes potentiell enthalten sind.

Der Begriff »potentiell« ist aber nach der Auffassung, welche in der Nägeli'schen Theorie zum Ausdrucke kommt, nicht in dem Sinne zu nehmen, wie in der mechanischen Wärmetheorie. Während nämlich die Auslösung der potentiellen Energie von selbst Bewegung hervorbringt, bedingt die Anlage blos die Richtung, nach welcher die Entwicklung fortschreitet. Soferne eine factische Bewegung bei dem Zustandekommen der »Entwicklungsbewegung« stattfindet, wird die-

selbe durch den Umsatz von Spannkraft in lebendige Kraft unter Consumtion von Nahrung hervorgebracht.

5. Das Idioplasma dient nur der Uebertragung der erblichen Eigenschaften, ist aber in seiner Existenz von jenen Theilen des Protoplasmas (Stereo- und Hygroplasma) abhängig, welche nur den Zwecken der Ernährung dienen (Ernährungsplasma). Für die Vererbung ist nur die Menge des Idioplasmas und nicht die des Ernährungsplasmas massgebend. Wenn von der Mutter ebensoviele Eigenschaften auf das Kind übergehen, wie vom Vater, so ist der Grund hierfür nach Nägeli in dem Umstande zu suchen, dass, obgleich das Ei weitaus mehr Protoplasma enthält als das Spermatozoid, in beiden doch gleiche Antheile von Idioplasma enthalten seien.

6. Die Beschaffenheit des Idioplasmas wird durch seine moleculare Zusammensetzung bestimmt. Die chemische Beschaffenheit der das Idioplasma zusammensetzenden Micelle ist für die Leistung derselben als Erblichkeitsüberträger von geringerer Bedeutung als die Verbindungsweise der Micelle im Idioplasma.

7. Das Idioplasma hat die Gestalt von Strängen, welche durch in der Längsrichtung erfolgende Einlagerung von Micellen wachsen und untereinander — in der Richtung des Querschnittes — dynamisch verbunden sind. Diese Stränge durchsetzen entweder in ununterbrochenem Zuge den ganzen in Entwicklung begriffenen Organismus, oder in Stücken, welche untereinander dynamisch verbunden sind.

Diese für die von Nägeli versuchte Erklärung der Vererbung und phylogenetischen Weiterentwicklung höchst wichtige Annahme wird nach seinem Dafürhalten durch die Thatsache gestützt, dass jede Zelle vor Eintritt der Theilung eine Längsstreckung durchmacht, bei welcher die Plasmapartien die Tendenz zur Fadenbildung zeigen. Nägeli bezieht sich hier ausdrücklich auf die karyokinetischen Vorgänge.

8. So lange die micellaren Längsreihen der Stränge des Idioplasmas in strengem Parallelismus sich weiter ent-

wickeln, bleiben in der ontogenetischen Entwicklung die Eigenschaften der Eltern erhalten; wie aber, sei es durch Spaltung oder durch Verschmelzung der micellar gebauten Längsreihen des Idioplasmas, der Parallelismus aufgehoben wird, mit anderen Worten, wie die Configuration des Querschnittes des Idioplasmas sich ändert, so treten neue vererbbare Erscheinungen in dem betreffenden Individuum auf. Die phylogenetische Entwicklung beruht somit auf der Aenderung der Querschnittsconfiguration der idioplasmatischen Stränge.

9. Das im Keime enthaltene Idioplasma ändert während der Entwicklung des betreffenden Organismus seine Bewegungs- und Spannungszustände. Diese führen zu den in Erscheinung tretenden Eigenschaften der Organismen. In dem neu erzeugten Keime erlangt das Idioplasma wieder seinen ursprünglichen Zustand.

10. Die Veränderungen, welche das Idioplasma an einer bestimmten Stelle des Organismus erfährt, werden von Zelle zu Zelle auf andere Orte des Organismus übertragen, und zwar kann diese Uebertragung entweder materiell oder dynamisch erfolgen. Welche dieser beiden Möglichkeiten in der Pflanze zutrifft, lässt sich nicht entscheiden. Es ist aber verständlich, dass nach Nägeli's Vorstellung über den micellaren Bau der Zellhaut und über die feste Construction des Idioplasmas die dynamische Uebertragung ihm wahrscheinlicher dünkt; sie bietet auch behufs Erklärung der Erblichkeitserscheinungen geringere Schwierigkeiten dar als die materielle.

Am einfachsten würden sich, wie Nägeli ausdrücklich hervorhebt, die dynamische Uebertragung der Idioplasmazustände gestalten, wenn die Protoplasmen benachbarter Zellen, durch die Membranen hindurch, miteinander verbunden wären und in der Pflanze ein zusammenhängendes System bilden würden. Dementsprechend besässe das von Tangl und einigen anderen Botanikern in einzelnen Geweben nachgewiesene Symplasma eine weite, vielleicht allgemeine Verbreitung in der Pflanze. Selbstverständlich müssten auch die die

Zellen verbindenden Protoplasmazüge aus Ernährungs- und Idioplasma bestehen.

Ich habe in der eben gegebenen Uebersicht die wichtigsten Stützpunkte der Nägeli'schen Theorie zusammengestellt und es ist nun, soweit dies nicht schon geschehen ist, zu prüfen, welche Berechtigung den einzelnen Thesen zuzumessen ist.

Einzelne dieser Sätze wurden schon als bewiesen oder durch Thatsachen gestützt besonders bezeichnet; die übrigen erscheinen uns derzeit wohl unbeweisbar. Dies gilt vor Allem von dem Kernpunkte der Nägeli'schen Hypothese, dass in der micellaren Structur das Entwicklungsgesetz der Organismen begründet sei, und sowohl die Constanz, als die Variation des Organismus einzig und allein von der Anordnung der Micelle im Idioplasma abhänge.

Es folgt allerdings mit logischer Consequenz aus der Prämisse: »der Parallelismus der Micellarreihen innerhalb der Idioplasmastränge bedingt das Constantbleiben der Eigenschaften einer organischen Form (Species etc.)«, dass die Aenderung der Querschnittsform des Idioplasmastranges die Constanz dieser Form ausschliesse; wenn also diese Aenderung der gegenseitigen Lage der Micellarreihen innerhalb des Idioplasmastranges mit der Existenz des Individuums verträglich ist, so muss sie zur Umbildung der Form führen.

Es ist aber die Strangnatur des Idioplasmas so gut wie unbewiesen, denn es stützt sich diese Aufstellung nur auf die Entstehung der Kernfäden bei der Karyokinese und wurde wohl nur gewählt, um die Verbreitung des Idioplasmas durch die ganze Pflanze zu veranschaulichen; es ist ferner die gegenseitige Lage der als Stränge angenommenen Idioplasmapartien durch gar nichts gewährleistet und es hätte auch eine andere als die von Nägeli angegebene Anordnung des Idioplasmas erdacht werden können. Die ganze Aufstellung über die Anordnung der Micelle innerhalb des Idioplasmas ist somit hypothetischer Natur. Nun kommt es allerdings nicht darauf an, ob die Voraussetzungen eine thatsächliche Stütze haben, sondern nur darauf, ob sie möglich sind, und das muss sämmtlichen Voraussetzungen der Nägeli'schen Theorie zugesprochen werden.

Was aber von all diesen Prämissen gefordert werden muss, ist, dass sie zu der beabsichtigten Erklärung der Erscheinungen führen. Nach der Aufgabe, die sich Nägeli gestellt hat, soll diese Erklärung eine causale sein, oder, in Hinsicht auf das naturwissenschaftliche Problem ausgedrückt, eine Zurückführung der fraglichen Erscheinungen auf einfache mechanische Processe. Wenn die aufgestellte Hypothese diesen Zweck nicht erfüllt, so ist sie nutzlos; erklärt sie aber die betreffenden Erscheinungen überhaupt oder naturgemässer als vorhergegangene Erklärungsversuche, so muss sie, wie gesagt, auch dann noch willkommen sein, wenn die gemachten Voraussetzungen durchaus fictive sind.

Ich kann in keinem der Nägeli'schen Versuche eine befriedigende Erklärung der Erblichkeit und Abstammung finden, denn es ist nicht einzusehen, wie der Parallelismus der Micellarreihen im Idioplasma einer Pflanze dahin führen soll, alle charakteristischen Eigenthümlichkeiten constant zu erhalten. Es ist somit auch nicht zu begreifen, warum die Aenderung der Querschnittsconfiguration zur Aenderung der charakteristischen Eigenthümlichkeiten führen und dieselbe übertragen soll.

Da Nägeli die Auffindung der Querschnittsconfiguration gar nicht als eine geometrische, sondern als eine phylogenetische Aufgabe hinstellte,[1]) so ist mit diesem Begriffe als Erklärungsinstrument gar nichts anzufangen. Die ganze Aufstellung der gegenseitigen Lagerung der Idioplasmastränge bildet somit einen wunden Punkt der Nägeli-schen Theorie, denn sie macht uns an seiner Theorie irre. Wenn die Configuration des Querschnittes der Idioplasmastränge nur phylogenetisch zu verstehen ist, so kann dies doch nicht ausschliessen, dass sie in jeder Entwicklungsphase eine bestimmte geometrische Form habe. Wenn sich diese auch nicht thatsächlich auffinden lässt, so muss doch, wenn sie zur Erklärung herangezogen werden soll, eine solche angenommen werden, sonst verliert die ganze Aufstellung jede Bedeutung. Es ist auch die mit Zuhilfenahme der Idioplasma-

[1]) l. c., pag. 42 und 43.

structur versuchte Erklärung der Vererbung und Abstammung so gänzlich speculativ durchgeführt oder, vielleicht richtiger, symbolisch[1]) ausgedrückt, dass sie nicht mehr als eine naturwissenschaftliche Erklärung gelten, sondern nur als ein Versuch angesehen werden kann, das tiefste Räthsel des Lebens als ein mechanisches Problem hinzustellen, wobei freilich als Endergebniss der Untersuchung nicht mehr herauskommt, als ursprünglich hineingelegt wurde.

Man erhält in Anbetracht der im Vergleiche zu den Phänomenen der leblosen Welt uns so complicirt erscheinenden Thätigkeitsäusserungen der Organismen durch die Nägeli'sche Theorie trotz des Autors feiner Dialektik doch den Eindruck, dass der Grundgedanke ein zu roher ist. Als Element des Organismus tritt uns das Element der leblosen Substanz, der Krystall, entgegen. Dadurch wird — wie mir scheint — behufs Erklärung des Lebens zunächst der Organismus getödtet und es müssen dann folgerichtig der leblosen Materie jene Eigenschaften zugesprochen werden, welche das Leben begründen. Es muss also dann gewissermassen dem Leblosen Leben eingeflösst werden.

In der That versucht Nägeli das Moment der Entwicklung[2]) in das moleculare Gebiet einzuführen, mit anderen Worten, er betrachtet gleich den organischen Wesen auch die als todt angenommene Materie als entwicklungsfähig. Man hat bisher die Atome als die letzten Bausteine der Materie, als unveränderlich und unzerstörbar angesehen. Nägeli lässt hingegen jedes Atom aus Billionen von Urelementartheilchen, aus Ameren, bestehen, aus welchen im Laufe der Entwicklung der Himmelskörper erst die Atome entstehen und ent-

---

[1]) Als Beispiel der Erklärung führe ich folgende Stelle an (l. c., pag. 45): »Die im Idioplasma nebeneinanderliegenden Gruppen von Micellen sind gleichsam Saiten, von denen jede eine andere elementare Erscheinung darstellt. Wird während der ontogenetischen Entwicklung in irgend einer Zelle Chlorophyll oder vielmehr das Chromogen desselben gebildet, aus dem bei Einwirkung des Lichtes Chlorophyll entsteht, so setzt das dort befindliche Idioplasma die Chlorophyllsaite in Thätigkeit, und ebenso, wenn sich in einer Zelle spiralfaserige oder Tüpfelverdickungen der Membranen bilden, die Spiralfaser- oder die Tüpfelsaite.«

[2]) Siehe das Capitel: »Kräfte und Gestaltungen im molecularen Gebiete.« l. c., pag. 683 ff.

standen sein sollen. Diese selbst unterliegen einem Entwicklungsgesetze, so zwar, dass diejenigen Eigenschaften der Substanzen, die wir bisher als constant angesehen haben, nur eine zeitliche Constanz besitzen sollen, beispielsweise die Atomgewichte der Elemente im Laufe der Zeit eine Veränderung erleiden, desgleichen deren Schmelz- und Siedepunkte. »Jedenfalls dürfen wir den Atomen keine absolute Beständigkeit zuschreiben; dieselben müssen, wie alle Individuen der endlichen Welt, der Veränderung unterworfen und in ihrer Individualität dem Untergange gewidmet sein.«[1]) Auch ein Stoffwechsel wird den Atomen zugeschrieben. Die Atome — sagt der Autor — sind nach aussen nicht abgeschlossen. »Wenn Theilchen austreten und andere eintreten, so lässt sich denken, dass die austretenden durch solche von anderer Beschaffenheit ersetzt werden, und dass die Folge eines solchen lange andauernden Austausches die bleibende Umstimmung des Atomkörpers ist.«[2])

Durch Aufstellung solcher Sätze liesse sich, wenn deren Richtigkeit bewiesen wäre, der Uebergang des Unorganischen in das Lebende begreifen. Die Phylogenese wäre keine specifische Eigenthümlichkeit der lebenden Welt, auch jeder sogenannte Grundstoff hätte eine Stammgeschichte und ein bestimmtes relatives Alter. Wie wir mit guten Gründen die Phanerogamen für jünger halten als die Pteridophyten, so glaubt sich Nägeli berechtigt, die Elemente mit hohem Atomgewicht für älter als die mit niedrigerem Atomgewichte erklären zu dürfen, und er bezeichnet unter den uns bekannten Elementen Platin, Iridium und Osmium als die ältesten und den Wasserstoff als den jüngsten Grundstoff.

Angesichts so weitgehender Annahmen kann es nicht befremden, wenn auch die fortschreitende Entwicklung der Organismen als eine Eigenschaft der Materie angesehen und auf das mechanische Princip der Beharrung zurückgeführt wird. Es könnten nach dieser Theorie auch die Ruheperioden, die in die Entwicklung der Pflanze eingeschoben sind, deren fortschreitende Ausbildung nicht verhindern, und

---

[1]) l. c., pag. 779.
[2]) l. c., pag. 779.

auch bei einem Samen, der Hunderte von Jahren leblos aber entwicklungsfähig im Boden ruht, könnte diese fortschreitende Entwicklungsbewegung durch nichts aufgehalten werden. Zu diesen Consequenzen gelangt man schliesslich, wenn man den Nägeli'schen Anschauungen beitritt.

Ob die von Nägeli vorgetragene Entwicklungstheorie der anorganischen Welt den Physikern und Chemikern fruchtbare Gesichtspunkte eröffnet, muss diesen zu beurtheilen vorbehalten bleiben. Dass aber diese Theorie alle Fundamente der heutigen mechanischen Wissenschaften erschüttert, alle unsere Grundauffassungen über Atom, Molecül, über die Natur der chemischen Verbindungen etc. in Frage stellt, ist für Jedermann ersichtlich.

Es ist indess von berufenster Seite, lange vor dem Erscheinen des Nägeli'schen Werkes, die Nichtanwendbarkeit des entwicklungsgeschichtlichen Principes in der Moleculartheorie dargelegt worden. In seiner Theorie der Wärme spricht sich Maxwell[1]) hierüber folgendermassen aus:

»Die Molecüle einer und derselben Substanz sind alle einander genau gleich, unterscheiden sich aber von denen anderer Substanzen. Es existirt keine regelmässige Zunahme in der Masse der Molecüle, von dem des Wasserstoffes an, welches das leichteste von den uns bekannten ist, bis zu dem des Wismuth etwa; die Molecüle fallen aber sämmtlich in eine begrenzte Anzahl von Classen oder Arten, innerhalb deren dieselben genau einander gleich sind. Man hat keine Zwischenglieder gefunden, welche in einer gleichmässig ansteigenden Reihe eine Art mit einer anderen verknüpfen.«

Wir werden hier an gewisse Speculationen erinnert, welche die Beziehung der Arten von lebenden Wesen betreffen. Wir finden, dass auch bei diesen die Individuen auf natürliche Weise in Arten getheilt werden, und dass man Zwischenglieder zwischen diesen entbehrt. In jeder Art aber treten Aenderungen auf, es herrscht eine fortwährende Erzeugung und Zerstörung der Individuen, aus welchen die Art besteht.

[1]) Maxwell, Theorie der Wärme. Autorisirte deutsche Ausgabe von Neesen. Braunschweig 1878, pag. 376.

Daher ist es möglich, eine Theorie zu bilden, nach welcher der gegenwärtige Zustand der Dinge durch Erzeugung, Aenderung und Auswahl bei der Zerstörung abgeleitet wird.

Bei den Molecülen dauert dagegen jedes Individuum ewig. Es ist keine Zeugung, keine Zerstörung, keine Aenderung vorhanden, auch kein Unterschied zwischen den Individuen einer jeden Species. Daher lässt sich die Art der Speculation, welche uns unter dem Namen der Entwicklungstheorie vertraut geworden ist, auf die Molecüle nicht anwenden.

Das gewichtigste Argument gegen die Benützbarkeit des biogenetischen Gesetzes in der Physik und Chemie ist in der Constanz der Eigenschaften aller chemischen Individuen, von den höchst zusammengesetzten Körpern an bis zu den sogenannten Grundstoffen hinab, und in dem Fehlen aller Zwischenglieder zu suchen. Nimmt man eine Veränderlichkeit der Eigenschaften der chemischen Species an, so kommt man mit allen Erfahrungen der Chemie in Widerspruch; und räumt man die Möglichkeit von Zwischengliedern ein, so muss man, um die Nichtnachweisbarkeit derselben zu erklären, zu Vorstellungen greifen, welche alles erlaubte Mass überschreiten. Ich kann auf diesen Gegenstand nicht näher eingehen, sondern verweise bezüglich der Gründe, welche der Physiker gegen die Anwendung des Entwicklungsprincipes im molecularen Gebiete vorzubringen hat, auf Maxwell's Werk. Die Gründe, welche ich aus dem Wesen der Organismen für die Maxwell'sche und gegen die Nägeli'sche Auffassung ableite, sollen in den »Schlussbetrachtungen« dieses Buches mitgetheilt werden.

Wenn man, wie vielleicht fast alle Physiker, den Standpunkt Maxwell's theilt, so muss man die Nägeli'sche Entwicklungslehre, soweit dieselbe in dem micellaren Bau die wirkenden Ursachen der Entwicklung der Organismen erblickt, entschieden zurückweisen. Aber selbst wenn man die Berechtigung der Nägeli'schen Hypothese einer spontanen Entwicklungsfähigkeit der Materie einräumt, kann man dieselbe doch nur als eine molecularphysikalische Speculation ansehen, und es entsteht auch dann noch die Frage, ob es berechtigt ist, aus

den primitiven und fragmentarischen Anfängen einer Molecularphysik ein Gebäude der Molecularphysiologie aufzubauen, und ob wir hoffen dürfen, mit Hilfe so weitgehender Speculationen einen Einblik in den feinsten Bau und in das Wesen des Lebens der Organismen zu gewinnen. Ehe ich diese Frage beantworte, möchte ich nur die Bemerkung einschalten, dass wir bisher immer gerade von Seite der Physik und Chemie her die ruhigste, sicherste und objectivste Behandlung der physiologischen Probleme erwartet haben und in diesen unseren Erwartungen in der Regel auch nicht getäuscht wurden. Nun kommt uns gerade von dieser Seite eine geradezu revolutionäre Theorie entgegen, ein Umstand, der uns zur äussersten Vorsicht mahnen muss.

Alles wahrnehmbare Geschehen, auch im Bereiche der lebenden Wesen, ist auf die Wirksamkeit mechanischer Kräfte zurückzuführen. Aber die mechanischen Wirkungen müssen nicht durchaus und auch nicht unmittelbar auf die Aeusserungen von Molecularkräften zurückgeführt, und noch weniger stets auf das Spiel jener Kräfte, welche durch die Molecularstructur gegeben sind, bezogen werden. Alle Thätigkeitsäusserungen des Organismus nur auf die letztere Art erklären zu wollen, erscheint ebenso verfehlt, als wollte man die Molecularstructur der Maschinenbestandtheile heranziehen, um die Function einer Maschine zu erklären.

Wie bei der Maschine moleculare Kräfte thätig sind, nicht nur um die Cohäsion, die Elasticität etc. der Bestandtheile zu bewirken, sondern um ihren Betrieb zu erhalten, so auch im Organismus. Allein die heutige Molecularphysik gibt uns nur wenige Behelfe an die Hand, um die Thätigkeit der im Organismus waltenden Molecularkräfte zu verstehen, und bietet uns ebensowenig Anhaltspunkte, um die Organisation auf Molecularstructur zurückzuführen. Ich verweise auf die in der Einleitung vorgebrachten diesbezüglichen Bemerkungen. Mit Zuhilfenahme der heutigen Molecularphysik sind wir noch nicht im Stande, die letzten, intimsten mechanischen Vorgänge des Wachsthums und der Theilung zu erklären, und noch viel weniger können wir Fragen über die molecularen, bei der Vererbung und phylogenetischen Weiterentwicklung der Organismen stattfindenden Vorgänge mit Aussicht

auf Erfolg in Angriff nehmen. All' dies muss der Zukunft vorbehalten bleiben, und wie es scheint, mit Rücksicht auf die derzeit noch so geringen Kenntnisse über den molecularen Bau der festen und tropfbar flüssigen Körper, einer sehr fernen Zukunft.

Als positiver Gewinn für die uns zunächst liegenden Probleme der Elementarstructur und des Wachsthums der lebenden Substanz resultirt aus Nägeli's neuen molecularphysiologischen Untersuchungen — deren hohe Wichtigkeit in anderer Beziehung nicht bestritten werden soll — nur der Beweis, dass das Idioplasma, gleich den übrigen (stereoplasmatischen) Antheilen des Ernährungsplasmas, aus festen Theilen bestehen müsse. Die ältere Micellarlehre Nägeli's hat diesen Beweis nur für die Stärkekörner, die Zellhaut und für die sogenannten Krystalloide erbracht.

Gleich Nägeli fühlte auch Brücke das Bedürfniss, über die Grenzen des unmittelbar Wahrnehmbaren in die Structur der Zelle einzudringen. Brücke ging im Gegensatze zu Nägeli nicht speculativ vor, machte keine hypothetischen Voraussetzungen, sondern durchdachte das schon vorhandene reiche und vielseitige Thatsachenmaterial so tief und vollständig, dass er die Existenz einer Organisation des Protoplasmas mit der Sicherheit einer beobachteten Thatsache erschliessen konnte.

Die Schrift, in welcher Brücke seine Anschauungen über den Bau der lebenden Substanz entwickelte, betitelt »Die Elementarorganismen«,[1]) gehört zu den wichtigsten Veröffentlichungen der anatomisch-physiologischen Literatur. Das folgenreichste Resultat dieser Abhandlung ist die Aufstellung und Begründung des Satzes, dass das Protoplasma, welches man bis dahin als eine Flüssigkeit, die auch von Körnchen oder Tröpfchen mehr oder minder reich durchsetzt sein könne, oder als eine Eiweisslösung ansah, ein organisirtes

[1]) Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissensch. zu Wien. Math.-nat. Classe. Bd. XLIV, 2. Abth. (vorgelegt in der Sitzung vom 10. October 1861), pag. 381—406.

und belebtes, etwa einem Thierleibe vergleichbares Gebilde sei.[1]) Die Organisation und das Leben des Protoplasmas wurde aus dessen Function erschlossen. Ein zweites wichtiges Ergebniss war die durch Brücke ermöglichte freiere Auffassung des Zellbegriffes, indem er die Unhaltbarkeit des Schleiden-Schwann'schen Zellenschemas nachwies. Diesem Schema zufolge sollte zum Wesen jeder Zelle der Kern (inclusive Kernkörperchen), die Membran und der flüssige Zellinhalt gehören. Brücke zeigte, dass dieses Schema zu wenig und zu viel besage; zu wenig, da die Organisation der Zelle durch die ihm zugesprochenen Attribute nicht erschöpft ist, zu viel, weil nur das Protoplasma den wahrhaft integrirenden Bestandtheil der Zelle bildet, indem nicht nur die Membran, sondern auch der Kern fehlen kann.

Die Functionen der lebenden Zelle lassen mit Sicherheit auf die Organisation des Protoplasmas schliessen, denn schon die bildende Thätigkeit desselben kann nicht von einer Flüssigkeit ausgehen. Unter Organisation versteht aber Brücke etwas ganz anderes als Nägeli; für ihn ist die Organisation nicht gleichbedeutend mit Molecularstructur. »Wir können uns keine lebende vegetirende Zelle denken mit homogenem Kern und homogener Membran und einer blossen Eiweisslösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweisse als solchem durchaus nicht wahr. Wir müssen deshalb den lebenden Zellen, abgesehen von der Molecularstructur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise complicirte Structur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen. Die zusammengesetzten Molecüle der organischen

[2]) Der Ausdruck »Protoplasma« wurde bekanntlich von H. v. Mohl eingeführt; Schwann bediente sich noch der mehrdeutigen Bezeichnung »flüssiger Zellinhalt«, in welchem Ersterer neben dem Protoplasma noch den Zellsaft unterschied. Das Protoplasma aber definirte Mohl noch als »eine zähe, mit Körnchen gemengte Flüssigkeit von weisser Farbe, welche Eiweiss in reichlicher Menge enthält«. (H. v. Mohl, Die vegetabilische Zelle, in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie 1851, pag. 200.) Den Unterschied zwischen Protoplasma und Zellsaft stellte H. v. Mohl zuerst in der Botanischen Zeitung 1846, pag. 73, fest.

Verbindungen sind hier nur die Werkstücke, die nicht in einförmiger Weise eines neben dem anderen aufgeschichtet, sondern zu einem lebendigen Baue kunstreich zusammengefügt sind.«

Dieser Begriffsbestimmung der Organisation pflichteten fortan viele Naturforscher bei. Die Anhänger Nägeli's schränkten hingegen den Begriff der Organisation ein und führten den elementaren Bau der lebenden Substanz auf Molecularstructur zurück. Am weitesten ist, wie oben schon erwähnt, Pfeffer gegangen, welcher Alles, was imbibitions- und quellungsfähig ist, und nur dieses, als organisirt ansieht, auch anorganische Substanzen, wenn ihnen nur die genannten Eigenschaften zufallen.

Brücke hat, wie schon erwähnt, die Organisation der Zellentheile nur aus den Thatsachen erschlossen, nicht direct beobachtet. Warum die Organisation nicht erkennbar ist, erklärte er durch zweierlei Annahmen. Entweder sind die Structurelemente des Protoplasmas, des Kernes etc. zu klein, um mit den zu Gebote stehenden optischen Mitteln erkannt werden zu können, oder aber sie sind nicht sichtbar, weil sie sich untereinander in Folge nahezu übereinstimmender Brechungsindices der zusammensetzenden Stoffe nicht oder zu wenig differenziren.

Man weiss, dass es sowohl den Botanikern als den Zoologen gelungen ist, dank den verbesserten Mikroskopen und den Tinctionsmethoden, tief in die Structurverhältnisse, namentlich des Zellkerns, einzudringen, und so ist das, was Brücke theoretisch erschloss, später durch die Beobachtung erhärtet worden.

Wo die Grenzen der Organisation liegen, hat Brücke nicht näher angegeben; es schien ihm wohl noch nicht die Zeit gekommen, diese Frage strenge zu discutiren. Allein an zwei Stellen [1]) seiner Schrift gibt er nach dieser Richtung eine wichtige Andeutung, indem er die Möglichkeit einräumt, dass das Protoplasma, oder allgemein gesagt, jeder Elementarorganismus (Zelle) aus wahren, letzten Elementargebilden zusammengesetzt sei, welche sich zu den Zellen verhalten müssen, wie diese zum Gesammtorganismus. Er betont aber

[1]) l. c., pag. 381 und 405.

an beiden Stellen, dass wir bis jetzt kein Recht hätten, diese Annahme zu machen.

In Bezug auf die Membran der Zelle hat sich Brücke dahin ausgesprochen, dass die Zellwand der Pflanze etwas anderes sei als die Haut der Thierzelle. Der Meinung der damaligen Phytotomen folgend, welche trotz ihrer Unrichtigkeit heute noch von vielen Botanikern getheilt wird, betrachtete er die erstere als eine aus Cellulose bestehende Haut, während sie thatsächlich nur Cellulose in mehr oder minder grosser Menge enthält. Dieser chemische Charakter führte ihn zu der Ansicht, »dass die Cellulosemembran, wie die Kalkschale das Haus der Schnecke, so das Haus der Pflanzenzelle, später ihr Sarg werde«. Dieser Ausspruch dürfte hauptsächlich zu der heute unter den Botanikern herrschenden Ansicht geführt haben, dass die Membran todt sei und nur das Protoplasma mit Einschluss des Kernes den lebenden Zellenleib bilde. Dieser Auffassung stimme ich nicht bei und ich werde in einem der folgenden Capitel die Gründe angeben, welche mich schon seit Langem bestimmen, die Zellhaut der Pflanzen, wenigstens so lange sie wächst, als ein lebendes Glied der Zelle zu betrachten.

Ich bin auf Brücke's Abhandlung nur so weit eingegangen, als dieselbe auf mein Thema Bezug hat. Aber, ohne dass es nothwendig wäre, auf anderes hinzuweisen, erhellt schon aus dem Mitgetheilten, wie folgenreich die in den »Elementarorganismen« ausgesprochenen Sätze für die Wissenschaft geworden. Denn die Bahnen, auf welchen die heutige Histologie in die Gestaltverhältnisse der Zelle und in die Processe der Zellbildung eindringt, das Studium des Kernes und des Protoplasmas, die Organisationsänderungen dieser Gebilde während der Zelltheilung verfolgt; diese Bahnen haben ihren Ausgangspunkt in der kurzen, aber inhaltsreichen Abhandlung Brücke's über die Elementarorganismen.

Eine Parallele zwischen Nägeli's Micellartheorie und Brücke's Studien über Leben und Organisation der Zelle braucht nicht gezogen zu werden. Es genügt, die Zellenlehre innerhalb der letzten drei Decennien zu überblicken, um zu erkennen, dass die factische Wirkung

der Lehre von der Molecularstructur der organisirten Substanzen eine geringe und keineswegs continuirliche war, während Brücke's Auffassungen über das Wesen der Zelle in Verbindung mit Max Schulze's mehrfach in der gleichen Richtung sich bewegenden Forschungen[1]) eine neue Epoche der Zellenlehre inaugurirten.

Es scheint mir zweckmässig, die auf unsere Fragen Bezug nehmenden Entdeckungen dieser neuen Epoche vorzuführen, obgleich sich dieselben nicht zeitlich an Brücke's Untersuchungen anschliessen, vielmehr erst nach einer Pause von mehr als einem Decennium nach kleinen unscheinbaren Anfängen hervortraten.

Als Brücke seine »Elementarorganismen« veröffentlichte, waren, wie schon erwähnt, die Untersuchungsmittel noch nicht so weit perfectionirt, um Fragen über Plasma- und Kernstructuren ernstlich in Angriff nehmen zu können.

Es ist begreiflich, dass die ersten Beobachtungen über Zellstructuren wegen der nur langsam vor sich gehenden Beseitigung der berührten Mängel sehr unvollkommen ausfallen mussten. Als erster Beobachter allgemeiner Plasmastructuren muss Frommann (1865) genannt werden. Seine ersten diesbezüglichen Untersuchungen hatten wohl nur den Charakter tastender Versuche und ergaben noch keine präcisen Beobachtungsresultate; aber immerhin muss doch er und neben ihm wohl auch Heitzmann als derjenige bezeichnet werden, der durch thatsächliche Beobachtungen das festzustellen versuchte, was Brücke erschloss: die Organisation des Protoplasmas.

Erst im Anfange der Siebzigerjahre beginnen systematische Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und des Kernes, welche sowohl von Zoologen (Flemming, Kupfer, Stricker u. v. A.), als von Botanikern (Schmitz, Strasburger, Guignard u. A.)

[1]) Max Schulze hat bekanntlich durch seine gleichfalls kleine, aber ebenso classische Schrift »Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe« (1861) viel zur Weiterentwicklung der Histologie beigetragen; allein jener klare und bestimmte Hinweis auf die innere Organisation des Protoplasma, welcher Brücke zu danken ist, findet sich bei ihm nicht. Max Schulze betrachtet noch das Protoplasma und den Kern als homogene, nur von Körnchen durchsetzte Massen.

unternommen wurden, nachdem schon lange vorher mancherlei wichtige Beobachtungen über specifische Structuren bestimmter Zellen und Zellengebilde vorlagen, so, um nur das bekannteste Beispiel zu nennen, die Structur der quergestreiften Muskelfaser.

Was in dem kurzen Zeitraume bis 1882 in der genannten Richtung geleistet wurde, hat Flemming, der an der Lösung dieser Fragen selbst hervorragend betheiligt ist, in klarer und objectiver Weise zusammengestellt. [1])

Das Hauptergebniss der auf die Protoplasmastructur bezugnehmenden Untersuchungen lautet dahin, dass sowohl das pflanzliche als das thierische Protoplasma aus einer homogenen Grundsubstanz besteht, in welcher eine dichtere farblose Substanz in Form eines Netzes oder Gerüstes eingelagert ist.

Die Protoplasmastructuren werden in der Regel erst nach Einwirkung bestimmter Reactions- oder Färbemittel sichtbar. Da ist es nun wohl erlaubt zu fragen, ob die auf diese Art erhaltenen mikroskopischen Bilder Structuren entsprechen, welche der lebenden Substanz thatsächlich eigen sind. Specifische Structuren, welche nach Einwirkung verschiedener und verschieden wirkender Substanzen hervortreten, werden im Allgemeinen wohl vertrauenerweckender sein als solche, die durch ein Reagens in Erscheinung gebracht werden. Am sichersten sind aber jene Structuren als in der Natur der lebenden Substanz begründet zu betrachten, welche an dieser selbst direct nachweisbar sind. In der lebenden Substanz des Kernes und des Protoplasmas treten in Folge geringer Differenzen im Lichtbrechungsvermögen der constituirenden Theile die Structuren meist nur undeutlich hervor; aber es gelingt vielfach, durch Fixirungs- und Tinctionsmittel derartige Structuren schärfer zur Anschauung zu bringen. Auch wurden umgekehrt manche anfänglich nur durch Härtung und Tinction ersichtlich gemachte Organisationseigenthümlichkeiten später ohne jedes künstliche Hilfsmittel in der noch lebenden Zelle gesehen. So konnten viele Zweifel behoben und zahlreiche Structurverhältnisse der Zelle mit Sicherheit als Attribute der lebenden Substanz nachgewiesen werden.

[1]) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Durch das Studium des lebenden Protoplasmas wurde die wichtige Thatsache constatirt, dass das darin auftretende System von Fibrillen in bestimmten Fällen keine constant bleibende Configuration besitzt, vielmehr sich mehr oder minder rasch, je nach der Qualität und dem Zustande des betreffenden Elementarorgans, verändert. Sowohl für thierische (Frommann), als für pflanzliche Zellen (Schmitz, Strasburger) ist eine solche Veränderlichkeit der Zellstructur constatirt worden. In manchen Fällen ist eine solche Veränderung kaum wahrzunehmen, während in anderen ein förmliches Wogen der Fäden beobachtet werden kann. Auch die Deutlichkeit der Structuren ist je nach dem Zustande in den Zellen eine verschiedene, und ein homogenes Plasma bezeichnet zumeist wohl nur einen vorübergehenden Zustand, in welchem die Fibrillen unter Verdrängung der Zwischensubstanz sich einander näherten, wobei auch ein Verschmelzen der Fäden nicht ausgeschlossen erscheint.[1])

Das Studium der Kernstructuren nahm einen ähnlichen Verlauf wie das des Protoplasmas. Hier wie dort unsichere Anfänge, hauptsächlich wegen ungenügender Mikroskope und primitiver Methoden. Wieder waren es Reagentien (inclusive Färbungsmittel), welche die Kernstructuren verdeutlichten. Die so gewonnenen Resultate wurden wie die analogen auf das Protoplasma bezugnehmenden anfangs vielfach angezweifelt, bis es gelang, auch am lebenden, intacten Kern direct die Structur zu finden.

Eines der wichtigsten die Organisation des Kernes betreffenden Resultate ist, dass die Kernstructuren einen im Wesentlichen gleichen Charakter bei Zellen der verschiedensten Art besitzen, und dass namentlich die Pflanzenzelle mit der Thierzelle in dieser Beziehung eine grosse Uebereinstimmung zu erkennen gibt, indem in beiden Reichen der ruhende Kern aus einer Membran, dem Kernsaft und dem Kerngerüste besteht und bei der Theilung der Zellen eine Umlagerung der Kernsubstanz eintritt, welche wieder in beiden Reichen die gleiche ist. Auch die Tingirbarkeit bestimmter Antheile des

---

1) Flemming, l. c., pag. 66.

ruhenden und des sich theilenden Kerns (Chromatinsubstanz, Chromatinkörner) tritt ebenso constant in der Pflanzen- als in der Thierzelle auf.

»Das kurze Schema, auf welches sich jede karyokinetische Theilung im Thier- und im Pflanzenreiche bis jetzt zurückführen lässt, ist gegeben: 1. in der Ausbildung einer parallelfaserigen Figur von Spindel- oder Tonnenform, 2. in der Lagerung des chromatischen Kernmateriales, soweit dessen Menge es zulässt, im Aequator der achromatischen Figur, 3. in der Spaltung einer jeden der chromatischen Portionen in zwei Hälften, von denen jede gegen einen andern Pol hingeführt wird.«[1])

Berthold's Versuch[2]), alle innerhalb der Zelle stattfindenden Vorgänge der Formbildung auf Kräfte zurückzuführen, welche in einem flüssigen Charakter des Protoplasmas begründet seien, kann hier nur kurz berührt werden, denn es ist von vornherein einleuchtend und wird wohl schon vielfach anerkannt, dass der Autor mit seinem Unternehmen, die ganze Mechanik des Protoplasmas nach dem genannten Principe zu erklären, zu weit gegangen ist.

An der Existenz flüssiger Theile, nämlich grosser Wassermengen, im Protoplasma hat Niemand gezweifelt, und gerade deshalb konnte man den lebenden Zellenleib früher als flüssigen Inhalt der Zelle definiren. Seit Brücke's scharfsinnigen, auch auf den Aggregatzustand der Zelle gerichteten Untersuchungen und Nägeli's Auseinandersetzungen über Quellung, über das Stereoplasma und über die absolute Nothwendigkeit zusammenhängender fester Theile in den die Erblichkeit übertragenden Partien des Protoplasmas kann es keinem Zweifel unterliegen, dass jeder lebende Bestandtheil der Zellen aus festen und flüssigen Theilen bestehen müsse.

Einen Beweis für den durchaus flüssigen Charakter des Protoplasmas hat Berthold nicht geführt, er stellte nur die Hypothese auf,

---

[1]) Th. Boveri, Zellenstudien, Jena'sche Zeitschrift für Naturwissenschaften. 21 Bd. (N. F. 14 Bd.) 1887, pag. 461.

[2]) J. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Mit 7 Tafeln. Leipzig 1887.

dass der lebende Antheil der Zelle ein complicirtes, emulsionartiges Flüssigkeitsgemisch sei, und versucht den Bau des Kerns, der Chlorophyllkörner und analoger Inhaltskörper der Zelle, die Zelltheilung, die freie Zellbildung, die Entstehung der Zellhaut etc. unter Zugrundelegung seiner Annahme zu erklären.

Die in den Flüssigkeiten thätigen, hier in Betracht kommenden molecularen Kräfte sind sehr einfacher Art und fast nur beschränkt auf das Zustandekommen der Oberflächenspannung, durch welche sich die Tropfengestalt, die Art und Weise der Ausbreitung von Flüssigkeiten auf festen und flüssigen Substraten und ähnliche einfache physikalische Adhäsions- und Cohäsionsphänomene erklären. So gross aber, namentlich mit Rücksicht auf den Wechsel der chemischen Beschaffenheit innerhalb des Protoplasmas, die Combinationen von aus dem flüssigen Charakter ableitbaren Formänderungen sind, die man sich als in der Zelle stattfindend ausdenken kann, so wird man mit Zuhilfenahme dieser einfachen mechanischen Verhältnisse doch nicht im Stande sein, den constanten Bau und die relativ constante Grösse der Gefässtüpfel einer bestimmten Pflanze oder den gesetzmässigen Ablauf der Karyokinese zu erklären, anderer noch viel schwerer begreifbarer, erblich festgehaltener morphologischer Eigenthümlichkeiten der Organismen nicht zu gedenken.

Es ist einleuchtend, dass ein Gemenge von festen und flüssigen Körpern, wenn die Menge der ersteren nicht zu gross ist, sich vielfach so wie eine Flüssigkeit verhält. Eine mit pulverförmigen Körpern beladene Flüssigkeit, zum Beispiele Wasser, in welchem Stärkekörnchen vertheilt sind, wird fliessen, ein Spannungshäutchen bilden und in Folge dessen befähigt sein, die Tropfenform anzunehmen, es wird auf Oel oder Glas wie eine Flüssigkeit in bestimmmter Weise sich ausbreiten etc. Es kann somit auch ein wasserreiches Protoplasma sich vielfach so wie eine Flüssigkeit verhalten, und es werden sich namentlich bei genauer Untersuchung manche Erscheinungen, welche das lebende Protoplasma darbietet, auf ihren Flüssigkeitscharakter zurückführen lassen, und in dieser und in manch' anderer Beziehung hat das Berthold'sche Buch viel Lehrreiches gebracht.

Das genannte Werk Berthold's ist überhaupt reich an werthvollen Beobachtungen und berücksichtigungswürdigen Bemerkungen; allein die in demselben entwickelte Grundauffassung über den emulsionsartigen Charakter des Protoplasmas kann ich nicht theilen und vermag dieselbe für die Erklärung der Structur und des Wachsthums der lebenden Substanz nicht heranzuziehen.

Gleich Berthold hat auch Errera[1]) versucht, molecular-physikalische, auf Flüssigkeiten bezugnehmende Principien zur Erklärung von Erscheinungen der Zellentwicklung heranzuziehen. Dieser Forscher stellte sich aber ein näheres Ziel: die mechanische Deutung der Zellhautbildung, ein Gegenstand, den auch Berthold eingehend erörtert hat.

Es ist kein Zufall, dass beide Forscher von demselben Gedanken ausgehen, nämlich von der Anwendbarkeit der bekannten molecularphysikalischen Untersuchungen Plateau's auf Zellenprobleme, speciell von der Benützbarkeit seiner Studien über die Lage und Gestalt der Flüssigkeitslamellen im Seifenschaum, welche sie zur Erklärung der Zellhautbildung heranzogen. In der That ist die Aehnlichkeit des Seifenschaumes mit vegetabilischen Geweben eine ausserordentlich grosse. Man glaubt ein stark vergrössertes Parenchym vor sich zu haben, wenn man die polyedrisch vereinigten Lamellen des Schaumes betrachtet. Das in neuerer Zeit lebhaft gewordene Bestreben, die Vorgänge des Lebens auf molecular-physikalische Weise zu erklären, macht es wohl begreiflich, dass zwei Forscher, angeregt durch die Plateau'schen Experimente, unabhängig von einander, die Analogie zwischen Zellwänden und »gewichtslosen Flüssigkeitslamellen« prüften.

Errera ist in seinem Vergleich weiter gegangen als Berthold. Ersterer betrachtet eine homogene, im Entstehen begriffene Membran als eine solche gewichtslose Flüssigkeitslamelle, die sich also gewissermassen ausschliesslich unter dem Einflusse der Molecularkräfte ausbildet.[2]) Einschränkender behandelt Berthold diesen Vergleich, indem er mit Recht darauf hinweist, dass man selbst die jüngsten Zellhäute

---

[1]) Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. IV. (1886) pag. 441 ff.

[2]) l. c. pag. 441.

nicht ohneweiters mit flüssigen Lamellen vergleichen könne und weiters betont, dass die Zellwände eines Gewebes nicht plötzlich wie die Lamellen des Schaumes zu Stande kommen, vielmehr succesive entstehen und überdies nicht allerorts die gleiche Dicke und Plasticität besitzen. Im Grossen und Ganzen kommen beide Forscher zu dem gleichen Resultat, dass nämlich die Anlage der Zellwände in den Geweben (der Pflanzen und der Thiere) nach dem Plateau'schen Gesetze (Princip der kleinsten Fläche) erfolge, demzufolge die neu entstehende Wand, welche den neugebildeten Zellraum umschliesst, als Fläche betrachtet, ein Minimum repräsentirt. Der Unterschied der beiderseitigen Auffassungen besteht darin, dass Errera der Wirksamkeit des genannten Princips einen grösseren Umfang einräumt als Berthold, welcher auch das Zustandekommen der kleinsten Flächen nicht genau nach Analogie der Plateau'schen Schäume erklärt, sondern auf jene Molecularkräfte zurückführt, welche in dem von der jungen Zellhaut umschlossenen Protoplasma zur Geltung kommen.

Vor Allem sei betont, und dies geht aus meiner früheren Darstellung schon hervor, dass das Protoplasma und die jugendliche Zellhaut in manchen Fällen so wasserreich sind, dass sie sich wie Flüssigkeiten verhalten; in solchen Fällen kann das Plateau'sche Princip zur Geltung kommen. Allein es müsste dies erst bewiesen werden. Aber selbst wenn das genannte Princip erfüllt erscheint, so folgt daraus noch nicht, dass es factisch realisirt ist, und es frägt sich, ob nicht andere Ursachen bedingen, dass die neugebildete Zellhaut ihrer Fläche nach ein Minimum ist. Wenn beispielsweise in einer vierseitigen prismatischen Meristemzelle eine senkrechte Querwand in der Mitte sich ausgebildet hat, so repräsentirt sie eine Minimalfläche. Bedenkt man aber, dass der ganze Vorgang durch Karyokinese eingeleitet wird und zwischen den neuen Kernen die neue Wandbildung zu Stande kommt, so wird man wohl eher geneigt sein, anzunehmen, dass die Ursachen der Wandbildung nicht einfach in dem gleichen beiderseitigen Flüssigkeitsdruck und überhaupt nur in den Molecularkräften der flüssigen Antheile des Protoplasmas begründet sind, vielmehr tiefer

liegen: in der Organisation der Zelle, in der Wirksamkeit ihrer lebenden Theile.

Sehr naheliegende Beispiele lehren auch die Unabhängigkeit der Zellwandbildung vom Principe der kleinsten Flächen. Wenn eine Cambiumzelle durch Querwandbildung Holz- oder Phloëmparenchymzellen erzeugt, so erscheint das Plateau'sche Gesetz erfüllt; aber bei schiefem Einsatz der Theilungswände, bei gekrümmter Gestalt derselben, was bei der Bildung der Spaltöffnungen aus Dermatogenzellen so häufig zu sehen ist — man denke an die geschlossene Theilungswand der Spaltöffnungsmutterzelle bei *Aneimia* — ist das Plateau'sche Gesetz nicht erfüllt; da aber auch in diesem Falle die neue Wand zwischen den neuen Kernen gebildet wird, so ist wohl anzunehmen, dass die Lage der neuen Theilungswand auf die karyokinetischen Vorgänge oder überhaupt auf die in der Organisation der Zelle begründeten Ursachen zurückzuführen sei.

In den beiden zuletzt genannten Theorien kommt wohl eine sehr rohe Auffassung der Protoplasmastructur zum Ausdrucke. Aber noch ungleich roher sind die Ansichten, welche in diesem Bezuge jüngsthin Bütschli[1]) entwickelt hat.

Dieser ausgezeichnete Forscher, welcher zur Aufklärung des Baues und der Entwicklung der Protozoën so wichtige Beiträge geliefert hat, betrachtet, und zwar gerade hauptsächlich mit Rücksicht auf diese Organismen, das Protoplasma als ein Gebilde, welches einen wabenartigen Bau besitze. Das netzartige Querschnittsbild des Plasmas ist nach seiner Auffassung nicht auf einen gerüstförmigen, aus Fibrillen zusammengesetzten Bau zurückzuführen, sondern auf eine wabenartige, d. i. auf eine den Wachszellen eines Bienenstockes vergleichbare Zusammensetzung. Die Wabenwände sollen aufänglich aus einer zähflüssigen Substanz bestehen; später können einzelne Partien auch den festen Aggregatzustand annehmen. Die Ausfüllung der einzelnen

---

[1]) Bütschli; »Müssen wir ein Wachsthum des Plasmas durch Intussusception annehmen?« Biolog. Centralblatt Bd. VIII (1888) pag. 166 ff. S. ferner: Verhandl. des naturw.-medic. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge IV, Heft 3, 1889.

Waben, das Chylema, soll hingegen eine leichtflüssige, wässerige Beschaffenheit besitzen.

Gegen diese Auffassung der räumlichen Structur der betreffenden Protoplasmen ist, soferne sie durch Beobachtung festgestellt ist, nichts einzuwenden, vielmehr ist dieselbe als eine Thatsache hinzunehmen, die einer weiteren Erforschung werth ist, und ich werde in einem der folgenden Capitel zeigen, dass thatsächlich in Pflanzenzellen solche »wabenartige« Protoplasmastructuren vorkommen; nur darf einstweilen diese Thatsache noch nicht so weit ausgebeutet werden, um aus derselben eine allgemein geltende Structur des Protoplasmas abzuleiten.

Was aber gegen Bütschli nachdrücklich einzuwenden ist, betrifft den Vergleich der Wabenstructur des Protoplasmas mit einem Emulsionsgemische. Es gelang nämlich dem genannten Forscher, durch Mischung verschiedener Flüssigkeiten, z. B. durch die Mengung eines auf eine besondere Weise dargestellten Gemisches von Kochsalz- und Zuckerlösung mit altem Olivenöl, Schaumbildungen zu erzeugen, welche bei mikroskopischer Betrachtung Aehnlichkeit mit den netzförmigen Structuren des Protoplasmas aufweisen. Manche dieser Schäume zeigen einen wabenartigen Bau; anscheinend sind die Wabenwände zähflüssig, der Inhalt leichtflüssig. Je feiner der Schaum wird, desto weniger deutlich erscheinen die einzelnen Waben; es treten, von einer bestimmten Kleinheit der Waben an, dem Beobachter nur die Knotenpunkte der Wände entgegen, wodurch die feinkörnige Structur des Protoplasmas wiedergegeben erscheint. Ueber die Tropfen gewisser Emulsionen, erzeugt aus einem Gemenge von altem Olivenöl und kohlensaurem Kali, breitet sich häufig ein feines, radiär gestreiftes Häutchen aus. Bütschli geht nun gewiss zu weit, wenn er all' diesen Bildungen mehr als eine äusserliche Aehnlichkeit mit der Protoplasmastructur zuschreibt, wenn er es beispielsweise für zweifellos hält, dass dieses zuletzt genannte Häutchen im Wesentlichen mit der Hautschichte protoplasmatischer Gebilde übereinstimmt und auch auf gleiche Weise gebildet werde, wenn er überhaupt den Wabenbau seiner Emulsionen mit den ähnlich erscheinenden Bildungen des Protoplasmas rücksichtlich ihres morpho-

logischen Werthes identificirt, und, durch diese angenommene Analogie verleitet, in den formbildenden Kräften des Protoplasmas nichts weiter sieht als jene Molecularkräfte, welche die Substanzanordnung innerhalb dieser Emulsionen bewirken.

Nach den früheren Darlegungen über die Unzulässigkeit einer auf die Molecularkräfte der Flüssigkeiten basirten Protoplasmamechanik scheint es mir nicht nothwendig, Bütschli's Ideen auf ihre Brauchbarkeit zur Erforschung des elementaren Baues der lebenden Substanz zu prüfen. Denn als Argument seiner Auffassung der Structur des Protoplasmas liegt nichts weiter vor als die äussere Aehnlichkeit. Diese beweist aber nicht die innere wirkliche Gleichheit.

Da Bütschli an der Zusammensetzung des Protoplamas nur flüssige Bestandtheile Antheil nehmen lässt, und die festen Gebilde desselben nur als etwas Secundäres betrachtet, so ist wohl begreiflich, dass für ihn eine Intussusception als charakteristische Form des Wachsthumes des Protoplasmas nicht besteht, oder wie ich lieber sagen möchte, die Intussusception für ihn nichts weiter ist als ein Diffussionsprocess. Die in den Wabenwänden etwa entstehenden festen Substanzen werden nach seiner Auffassung einfach apponirt und die Neubildung der Waben denkt er sich durch das Auftreten von Chylema an den Vereinigungsstellen der Wabenwände (»Knotenpunkten«) hervorgerufen. Man kann sich die Neubildungen innerhalb des Protoplasmas nicht einfacher vorstellen; allein mit Rücksicht auf das, was in der lebenden Substanz vorgeht, kann diese Vorstellung, trotz ihrer einleuchtenden Einfachheit, nicht befriedigen.

Die bis in die jüngste Zeit aufrechterhaltene, und auch jetzt noch von fast allen Zoologen und Botanikern als richtig anerkannte Lehre des Intussusceptions-Wachsthums wurde in den letzten Jahren auch von mehreren Botanikern in Zweifel gezogen, ja für bestimmte Fälle als nicht existirend erwiesen.

Vor Allem hat Schmitz [1]) auf einige sehr eclatante Fälle der Entwicklung von Zellhautschichten hingewiesen, in welchen die Weiter-

---

[1]) Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn. 6. December 1880.

bildung durch Intussusception ausgeschlossen ist. So z. B. kommt die äussere Pollenhaut von *Cobaea scandens* gewiss früher zur Entwicklung als die innere. Die erstere, durch Stacheln und Leisten ausgezeichnet, ist mit der andern nicht zu verwechseln. Hier sieht man nun die stachelige Aussenhaut früher entstehen als die innere, welche einfach durch Auflagerung vom Protoplasma her gebildet wird. Schmitz ist geneigt, der Apposition die wichtigste Rolle bei dem Wachsthum der Pflanze zuzusprechen, indem er auch bezüglich des Flächenwachsthums auf Fälle hinweist, welche zur Erklärung der Intussusception nicht bedürfen, so auf die sichtliche Dehnung der äusseren Zellwandschichten von *Cladophora, Glaeocapsa, Bornetia* etc., die nach erfolgter Oberflächenvergrösserung in einzelnen Fällen allerdings abgeworfen werden, in anderen gleich Zellhautschichten lebender Gewebe aber erhalten bleiben. Obgleich nun Schmitz der Apposition eine weite Verbreitung im Zellhautwachsthum der Pflanze zuschreibt, schliesst er ausdrücklich die Mitwirkung der Intussusception bei diesem Vorgange nicht aus.

Radicaler geht Strasburger[1]) vor, indem er, angeregt durch die von Schmitz angestellten Beobachtungen, auf Grund zahlreicher von ihm aufgefundener Wachsthums- und Structur-Verhältnisse, die Annahme macht, dass sowohl das Dicken- als das Flächen-Wachsthum der Zellhäute und der Stärkekörner durchaus auf Apposition beruhe.

Zur Erklärung des Protoplasmawachsthums nimmt Strasburger allerdings eine Art von Intussusception an, über deren Wesen er sich aber nicht klar ausgesprochen hat. Er sagt (l. c. pag. 232 ff.): »Das Wachsthum, d. i. die Volumzunahme des Protoplasmas hängt unmittelbar mit den chemischen Processen, die sich in seinem Inneren abspielen, zusammen. Wie diese erfolgt es an Stellen im plasmatischen Zellenleibe, kann somit als Intussusceptions-Wachsthum bezeichnet werden. Es stimmt insoferne mit der früheren Vorstellung eines Intussusceptions-Wachsthums der Zellhäute und Stärkekörner überein, als es durch Einfügung neuer Theilchen zwischen ältere zu allen Punkten der lebendigen Körper erfolgt; unterscheidet sich von demselben da-

---

[1]) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

durch, dass es auf dem Einwandern activer lebender Massen oder auf dem chemischen Regenerationsvorgang an Ort und Stelle beruht.« Der eine Erklärungsgrund ist von dem zweiten wohl sehr weit verschieden. Sowohl die gedachte Einwanderung als die Regeneration sind einer näheren Erläuterung bedürftig, um eine klare mechanische Vorstellung über die Art und Weise, wie Strasburger sich das Intussusceptionswachsthum des Protoplasmas denkt, zu gewinnen. Dass die Einwanderung von lebender Substanz in das Protoplasma das Volum des letzteren vermehrt, ist selbstverständlich. Dass aber die blosse Regeneration der dem Protoplasma zugehörigen Substanz zum Wachsthum führen soll, leuchtet nicht ein. Verständlicher wäre die Annahme, dass im gelösten Zustande in das Protoplasma eintretende Substanzen in Folge einer chemischen Reaction zu festen Substanzen werden, wodurch eine Fixirung des durch wässerige Lösungen vermehrten Volums des Protoplasmas ermöglicht werden würde.

Eine Reihe wichtiger Beobachtungen, welche gegen die Annahme eines Intussusceptionswachsthums sprechen, hat A. F. W. Schimper[1]) bekanntgegeben.

Von Wichtigkeit in der Frage des Wachsthums der Zellhaut ist eine Untersuchung Leitgeb's,[2]) durch welche gezeigt wurde, dass die Entwicklung der Sporenhaut der Lebermoose weder durch die Annahme einer Apposition, noch durch die Annahme einer Intussusception allein zu erklären ist. Nach Leitgeb's Auffassung wird ein Theil der Haut dieser Sporen (die sporeneigene Haut) durch Intussusception, ein anderer (das Perinium) durch Apposition (Auflagerung) aufgebaut.

Es würde mich hier zu weit führen, auf die Gründe einzugehen, welche für die Autoren massgebend sind, um Intussusception, beziehungsweise Apposition anzunehmen. Es bleibt dies einem später folgenden Capitel, welches der Wachsthumsfrage ausschliesslich gewidmet sein wird, vorbehalten. Ich wollte an dieser Stelle nur darauf

---

[1]) Bot. Zeitung 1881. Vergl. auch die Entgegnung Nägeli's in der Bot. Zeitung 1882.

[2]) Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

hindeuten, dass über das Zustandekommen des Wachsthums derzeit ein grosser Widerspruch der Ansichten herrscht, und dass selbst bezüglich eines und desselben Objectes die extremsten Ansichten um die Herrschaft ringen.

Ich [1]) habe in einer der Organisation der vegetabilischen Zellhaut gewidmeten Untersuchung zuerst darauf hingewiesen, dass die bei der Apposition und Intussusception anzunehmenden molecularen Vorgänge die verschiedenartigen und oft höchst complicirten Erscheinungen des Wachsthums nicht zu erklären vermögen. Ich habe ferner gezeigt, dass, wenn man an Stelle der heutigen Anschauung, der zufolge die Zellhaut todt sei, und blos das von derselben umschlossene Cytoplasma die ganze Formbildung beherrsche, die Annahme setzt, dass die Zellhaut, wenigstens so lange sie wächst, als ein lebendes Glied der Zelle zu betrachten sei, man zu einer viel naturgemässeren Auffassung des Wachsthums der Haut gelangt. Es ist mir auch schon damals gelungen, diese Annahme durch Beobachtungen zu stützen. Das in der Zellhaut von mir angenommene und für bestimmte Fälle factisch nachgewiesene lebende Plasma (Dermatoplasma) ist es, welches durch seine gestaltende Kraft die vorzugsweise intercalaren Wachsthumvorgänge derselben beherrscht. Schon damals habe ich darauf hingewiesen, dass das Wachsthum der Zellhäute wahrscheinlich wieder auf innerhalb des Dermatoplasmas stattfindende Theilungsvorgänge zurückzuführen sei. Auf diesen wichtigen Punkt, durch welchen sich meine Auffassung der Structur und des Wachsthums von jenen meiner Vorgänger unterscheidet, werde ich in einem der späteren Capitel noch zu sprechen kommen.

Ohne Wirkung ist diese meine Auffassung nicht geblieben. Denn Strasburger hat in einer auf die »Zellhäute« gefolgten Schrift [2]) seine Auffassung eines strengen Appositionswachsthums der Zellhaut, welche nur auf einer passiven Anlagerung des Cytoplasmas beruhen soll, dahin modificirt, dass er nunmehr auch in der wachsenden

---

[1]) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsbericht. d. kaiserl. Akademie d. Wissensch. Bd. XCIII. (14. Jan. 1886), pag. 18—64.

[2]) Histologische Beiträge. II. Ueber das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1889.

Zellhaut Plasma annimmt. Während aber nach meiner Anschauung das Dermatoplasma ein bis zu einer gewissen Grenze sich regenerirender Rest des Anlageplasmas der Haut ist, betrachtet er das in der Membran gestaltend wirkende Plasma als vom Zellinneren her eingewandert.

Wie sehr sich Strasburger dem Standpunkte genähert hat, den ich in der Frage des Wachsthums der Zellhaut einnehme, geht aus der Schlussstelle seiner zuletzt genannten Schrift hervor.[1]) Dieselbe lautet:

»Durch den hier versuchten Nachweis, dass nachträgliche Ausgestaltungen in wachsenden Membranen auf die formbildende Thätigkeit des Protoplasmas zurückzuführen seien, ist, wie ich denke, ein weiterer Schritt zu einer einheitlichen Auffassung der Lebenserscheinungen gethan, indem hiermit von neuem auf das Protoplasma, als auf den einzigen Träger der ererbten, formgestaltenden Thätigkeit innerhalb des Organismus, hingewiesen wird. . . . .»[2])

Auch Askenasy[3]) hat in seiner Discussion der heutigen Ansichten über das Wachsthum der Pflanzenzelle, speciell ihrer Membran, weder in der Apposition, noch in der Intussusception, auch nicht in jener Form der letzteren, welche von Sachs aufgestellt wurde, nach welcher Auffassung die nächste Ursache der während des Wachsthums der Zellhaut stattfindenden Substanzeinschiebung im Turgor der Zelle zu suchen ist, eine ausreichende Erklärung der Wachsthumserscheinungen erblickt; er spricht sich vielmehr dahin aus, dass die letzteren am einfachsten nach der von mir aufgestellten Lehre zu erklären seien.

Das Studium des Wachsthums der Zellhäute führte Strasburger zur Aufstellung einer Theorie der Molecularstructur organisirter Ge-

[1]) l. c., pag. 174.

[2]) Ich habe drei Jahre vorher in der oben genannten Schrift (pag. 78) die Zusammenfassung meiner Ergebnisse mit den Worten eingeleitet: Meine Ausführungen sind dahin zusammenzufassen, »dass der Charakter der wachsenden Zellwand als lebendes, protoplasmaführendes Gebilde in den Vordergrund gestellt und sowohl die Structur, als das Wachsthum und der Chemismus der Zellhaut den analogen Verhältnissen des Protoplasmas näher gebracht wurde«.

[3]) Berichte der Deutschen bot. Gesellsch. Bd. VIII a (1890), pag. 94.

bilde,[1]) welche hier nur soweit berührt werden soll, um die Tendenz seiner Auffassung zu kennzeichnen.

Wie bei Nägeli, taucht auch hier wieder der Gedanke auf, die organische Structur auf eine moleculare Zusammensetzung zurückzuführen. Die Einfachheit dieser Grundauffassung brachte Strasburger einem Gedanken nahe, der schon von Schwann und Nägeli, freilich in viel bestimmterer Form, ausgesprochen wurde, dass nämlich zwischen der krystallisirten und der organisirten Substanz kein Unterschied des Wesens, sondern nur des Grades bestehe. Es liegt, sagt der Autor, nahe, anzunehmen, »dass Krystallisation und Organisation nicht qualitativ, sondern nur quantitativ verschieden sind, und dass die Vorgänge der Krystallisation sich auf dem Substrate activer Eiweisskörper zu Vorgängen der Organisation potenziren.« [2])

Strasburger perhorrescirt die Identificirung von colloidaler und organisirter Substanz (vergl. oben pag. 41), betrachtet vielmehr ein Colloid erst dann als organisirt, wenn es eine durch die specifische Thätigkeit des Organismus bedingte Structur besitzt.

So sehr ich dem genannten Forscher in diesem Punkte beistimme, so wenig kann ich seiner unbedingten Acceptirung des »lebenden Eiweiss« folgen, welche voraussetzt, dass ein chemisches Individuum den gesammten Aufbau eines organisirten Gebildes besorgen könne. Diese Annahme steht schon mit der complexen Zusammensetzung alles dessen, was organisirt ist, im Widerspruche.

Da es Strasburger darum zu thun ist, die Quellbarkeit und die Diffusibilitätsverhältnisse der protoplasmatischen Substanzen zu erklären, so sah er sich vor die Alternative gestellt, entweder die Micellartheorie unbedingt zu acceptiren, oder sich Kekulé's Hypothese über die Constitution der Colloide anzuschliessen, wobei seiner Auffassung immerhin noch einiger Spielraum gegönnt war. Er entschied sich für Kekulé's Aufstellung, der zufolge die Colloide aus grossen Einzelnmolecülen bestehen, die durch mehrwerthige Atome zu netz- oder schwammartigen Massen vereinigt sind. Strasburger

---

[1]) Bau und Wachsthum der Zellhäute. pag. 216—237.

[2]) l. c., pag. 231.

denkt sich das Protoplasma in analoger Weise zusammengesetzt, nur nimmt er weiter an, dass die Bindung innerhalb des lebenden Colloides eine viel labilere ist als innerhalb des leblosen.

Die Maschen des Netzes sind nach Strasburger's Vorstellung über die Organisation der lebenden Substanz mit Flüssigkeit gefüllt, und von der Grösse dieser Maschen hängt die Wassermenge ab, welche aufgenommen werden kann, soweit nicht durch die Kraft der Imbibition die Molecüle auseinandergedrängt werden und dann Quellung eintritt. Diese wird auf innerhalb der Maschen thätige Capillarattraction zurückgeführt. Die Kräfte hingegen, welche die Substanzmolecüle im Netze zusammenhalten, betrachtet Strasburger, conform der Kekulé'schen Hypothese, als chemische Affinitäten.

Die Grösse der Netzmaschen entscheidet darüber, ob ein gelöster Körper diosmatisch in das Protoplasma eintreten könne oder nicht.

Andere Functionen des lebenden Protoplasmas als dessen diosmotische Substanzaufnahme und die Aufnahme von Wasser leitet Strasburger aus seiner Moleculartheorie der lebenden Substanz nicht ab. Was über den Chemismus des Protoplasmas auf Grund der bekannten geistvollen Gedanken Pflüger's von Strasburger in dem genannten Capitel angeführt wird, kann nicht mehr als Consequenz seiner Moleculartheorie angesehen werden.

Meine die Elementarstructur der Zelle betreffenden, bisher veröffentlichten Untersuchungen (1886—1890) knüpfen an Brücke's »Elementarorganismen« an; sie verfolgen den Zweck, auf Grund unserer bisherigen Erfahrungen über Bau und Entwicklung der Lebewesen die Existenz der letzten lebenden Einheiten der Organismen zu erschliessen und zunächst zur Erklärung des Wachsthums heranzuziehen.

Die im Vergleiche zu Protoplasma und Kern sehr ausgesprochenen und meist sehr auffälligen Structuren der Zellhaut haben gleich Nägeli und Strasburger auch mich bestimmt, diesen Zellbestandtheil zum Ausgangspunkte meiner Untersuchungen zu machen. Ich versuchte vor Allem die Schichtung und Streifung der Zellmembran auf Organisationsverhältnisse des Protoplasmas zurückzuführen und den schon

oben angedeuteten Satz zu begründen, dass nicht nur die Anlage der Haut aus Protoplasma besteht, sondern dass dieses zum mindesten so lange in der Zellmembran formbildend wirkt, als das Wachsthum anwährt.

Dieselben Elementargebilde, welche Kern und Plasma constituiren, setzen nach meiner Auffassung auch die lebende Zellhaut zusammen, freilich in verschiedenartigen Modificationen, die sich etwa zu einander verhalten, wie verschiedene Arten von Zellen.

Ich bezeichnete diese Elementargebilde anfangs (»Organisation der Zellhaut«, 1886) als Plasmatosomen, später, um einen kürzeren Ausdruck zu gewinnen, als Plasomen.

An dieser Stelle will ich in aller Kürze jene Hauptsätze, die ich bisher, und zwar in Form vorläufiger Mittheilungen,[1]) über die Elementarstructur und über das Wachsthum der lebenden Substanz veröffentlichte, anführen. Die Begründung dieser Sätze wird den Gegenstand der folgenden Capitel bilden.

1. Die mehr oder minder constante Anwesenheit organisirter Individualitäten (Kern, Chlorophyllkörner, Plastiden u. s. w.) in der Zelle lehrt eindringlich, dass die Zelle nicht das letzte Elementarorgan der Lebewesen sein könne.

2. Da alle organisirten Individualitäten der Zelle erfahrungsgemäss aus ihresgleichen oder den entsprechenden organisirten Anlagen, und zwar nur durch Theilung entstehen, so ist anzunehmen, dass alles Organisirte, was innerhalb der Zelle vorkommt, sich durch Theilung und nicht spontan bildet.

3. Der Kern enthält, wie die karyokinetischen Vorgänge lehren, organisch sich theilende Individualitäten und auch im Protoplasma (Cytoplasma) kommen dieselben fast constant vor. Es ist also weder der Kern, noch das Protoplasma als eine letzte organische Einheit anzusehen. Vielmehr wird man zur Annahme gedrängt, dass in beiden

---

[1]) Sitzungsanzeiger der kaiserl. Akademie der Wissensch. 6. Juni 1890. Vorläufige Mittheilung über die Elementargebilde der Pflanzenzelle. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissensch. Bd. IC, 1. Abth. 1890). Versuch einer Erklärung des Wachsthums der Pflanzenzelle. Berichte der Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. VIII, Heft 7 (1890).

letzte Elementargebilde auftreten, die in ähnlicher Weise in ihnen organisch verbunden sind, wie die Zellen in einem Gewebe, und sich zu einander verhalten, wie die Zellen eines Gewebes. Die Entstehung und Entwicklung der Wand deuten darauf hin, dass analoge Elementarorgane auch die Zellhaut constituiren.

4. Die Theilungsfähigkeit innerhalb der Zelle reicht weiter, als die directe Beobachtung annehmen liess. Eine Grenze der Theilbarkeit der lebenden Subttanz muss aber existiren. Die letzten Theilungskörper der Zelle sind es eben, die ich als die wahren Elementarorgane der lebenden Wesen betrachte. Diese Plasomen haben vor Allem die Fähigkeit der Theilung; da sie sich bis zu einer bestimmten Grenze fortwährend theilen, so müssen sie auch die Fähigkeit des Wachthums haben; diese Eigenschaft begründet aber die Fähigkeit der Assimilation. Den Plasomen sind also die drei Grundeigenthümthümlichkeiten der lebenden Substanz zuzusprechen: Theilung, Wachsthum, Assimilation. Die Plasomen haben aber auch gleich manchen Zellarten die Fähigkeit, zu höheren Einheiten zu verschmelzen.

5. Auf niederer Stufe der Organisation (z. B. bei den Schizophyten) bilden die Plasomen keinerlei erkennbare Individualitäten innerhalb der Zelle aus. Bei niederen Pilzen entstehen aus den Plasomen blos Vacuolen und rudimentäre Kerne, und die Plasomen, welche die Zellhaut bilden, sind so klein, dass sie nicht einmal in herangewachsener Form — als Dermatosomen — erkennbar werden. Von den Algen aufwärts erscheinen als individualisirte Producte der Plasomen schon die verschiedenartigsten Inhaltskörper. Aber selbst bei den höchsten Pflanzen kann es vorkommen, dass die Plasomen einer Zelle sich nur zu Dermatosomen umbilden, also nur zur Hautbildung herangezogen werden.

Wo die Plasomen nicht besondere Individualitäten der Zelle ausbilden, constituiren sie blos das Protoplasma.

6. Das Wachsthum des Protoplasmas, des Kernes, der Zellhaut und überhaupt aller organisirten Theile der Zelle erfolgt in ähnlicher Weise, wie das Wachsthum eines vielzelligen Organs; wie dieses durch

Theilung und Wachsthum der Zellen, so wachsen jene durch Theilung und Wachsthum der Plasomen. Die Plasomen wachsen in Folge von Stoffaufnahme, welche durch Absorption und Diffusion vermittelt wird. —

Auch Altmann (1887—1890) knüpft in seinen der Elementarstructur der Organismen gewidmeten Untersuchungen[1]) an Brücke's »Elementarorganismen« an, und betrachtet sowohl das Protoplasma als den Kern der thierischen Zelle als morphologisch zusammengesetzte Gebilde. Zellhaut und analoge feste Gebilde des thierischen Organismus wurden nicht in die Untersuchung einbezogen.

Zum Nachweis der Elementarstructur bedient sich Altmann bestimmter Tinctionsmethoden. Mit Zuhilfenahme derselben gelang es ihm, sowohl im Protoplasma, als im Kerne rundliche, in grosser Zahl vorhandene Körperchen (»Granula«) aufzufinden, welche er als die Elementarorganismen der thierischen Zelle betrachtet. Durch Anwendung der Altmann'schen Tinctionsmethode entdeckte A. Zimmermann[2]) auch in der Pflanzenzelle Granula. Er schreibt denselben aber nicht die Bedeutung von Elementarorganismen zu, ist vielmehr auf Grund einiger Versuche geneigt, denselben eine Rolle beim Stoffumsatz zuzuerkennen.

Altmann's Arbeiten über die Elementarstructur, in völliger Unabhängigkeit von meinen diesem Gegenstande gewidmeten Untersuchungen entstanden, berühren die meinen in manchen Punkten, vor Allem in dem Versuche, den Organismus in allen seinen lebenden Theilen auf Grundelemente zurückzuführen. Während aber Altmann den Weg der directen Beobachtung einschlägt, um die Elementarorgane (»Bioblasten«) ausfindig zu machen, sind es vorwiegend theoretische Erwägungen, vor Allem die begrenzte Theilungsfähigkeit der lebenden Substanz, welche mich auf die Spur dieser Organe führten, die nach meiner Auffassung die letzten Theilkörper der Pflanzen, beziehungsweise der Thiere sind. Allerdings stellte ich in meinen

---

[1]) R. Altmann, Die Genese der Zelle. Festschrift für Carl Ludwig. Leipzig 1887. — Derselbe, Die Structur des Zellkerns. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1889. — Derselbe, Die Elementarorganismen. Leipzig 1890.

[2]) A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Heft 1. Tübingen 1890.

vorläufigen Mittheilungen die Plastiden der Pflanzenzelle (Stärkebildner, Chlorophyllanlagen etc.) bedingungsweise als »Plasomen« hin; aber auch nur bedingungsweise; ich sagte nämlich, dass die Plastiden, soferne dieselben uns einfach erscheinen, Plasomen sein mögen, sie könnten aber auch in diesem Falle aus Plasomen zusammengesetzt sein. Die Voraussetzungen, auf welche ich die Existenz der Plasomen gründe, räumen deren Vorkommen auch dort ein, wo sie durch die directe Beobachtung nicht zu erweisen sind.

Während ich selbst die niedersten pflanzlichen Organismen (Schizophyten) als Colonien von Plasomen betrachte, stellt Altmann dieselben (die »Mikroorganismen«) als Bioblasten selbst hin und bezeichnet sie als Autoblasten, im Gegensatze zu den colonienweise in den Zellen verbunden auftretenden Cytoblasten.[1]) Das Protoplasma besteht nach Altmann aus durch Färbung sichtbar zu machenden Cytoblasten, welche entweder in Form der Zoogloea, oder nach Art der Gliederfäden gruppirt und durch eine indifferente Substanz mit einander verbunden sind.

Ein wesentlicher Differenzpunkt unserer Auffassung besteht in Betreff der Entstehung des Organisirten. Während ich die Entstehung des Organisirten aus dem Organisirten als wichtigste Voraussetzung meiner Lehre hinstelle, schliesst Altmann die Abscheidung eines organisirten Elementes aus einer Lösung nicht aus, wenngleich er ein solches Hervorgehen als unwahrscheinlich betrachtet[2]) und die Entstehung seiner Granula nur durch Theilung vor sich gehen lässt.[3]) Obgleich ich das Plasom als ein viel kleineres Gebilde ansehe als Altmann, betrachte ich es doch als ein complexer gebautes Organ als er. Denn ich fasse das Plasom als einen auch chemisch wirkenden Mechanismus auf, welcher wächst, sich theilt und assimilirt. Hingegen ist Altmann bei Beantwortung der Frage, was der Bioblast sei, auf den Standpunkt zurückgekehrt, den Schwann zuerst eingenommen

[1]) Elementarorganismen, pag. 132. Der Ausdruck Cytoblast wurde bekanntlich von Schleiden für den Zellkern angewendet. In diesem Sinne ist aber das Wort Cytoblast vollkommen ausser Gebrauch gekommen.

[2]) Elementarorganismen, pag. 140.

[3]) l. c., pag. 141.

hat, indem er das Grundelement des Organismus als einen organisirten Krystall erklärt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen einem Krystall und einem sogenannten Krystalloid der Botaniker (quellbarer Eiweisskrystall) kann aber nach den bekannten von A. F. W. Schimper ausgeführten Untersuchungen nicht mehr angenommen werden. (Vergl. oben pag. 22.)

Weshalb sich Altmann bestimmt fühlt, den Bioblasten auf einen Krystall zurückzuführen, ist am deutlichsten der folgenden Stelle seines Werkes über die Elementarorganismen [1]) zu entnehmen:

»Was ist der Bioblast? In denjenigen biologischen Fragen, welchen wir rathlos gegenüberstehen, pflegt es uns eine Zuflucht zu sein, dass schliesslich doch organisirte Dinge nicht anderen Regeln unterliegen können, als nicht organisirte. Es ist das eine Forderung unseres Verstandes, die wir nicht abweisen können, und die wir beibehalten müssen, so weit auch oft scheinbar der Zwischenraum ist, der diese beiden Welten von einander trennt. Nun finden wir aber, dass es in der organisirten Welt ebenfalls eine morphologische Einheit gibt, das ist der Krystall. Sollte der Bioblast vielleicht auch ein Krystall sein? Es wäre eigentlich merkwürdig, wenn dem nicht so wäre, denn die Natur hat kein doppeltes Gesicht, und es gibt nur ein Gesetz, das Alles beherrscht, das Lebende und das Todte.«

So sehr ich mit Altmann's Grundauffassung übereinstimme, dass der gesammten lebenden Substanz ein wesentliches Elementarorgan zukomme, so wenig kann ich seinem Bestreben, das Leblose mit dem Lebenden durch die Annahme von Krystallelementen zu überbrücken, zustimmen. In diesem Punkte trennen sich unsere Wege, wie ich in einem der späteren Capitel näher darlegen werde.

---

[1]) pag. 139.

Zweites Capitel.

Die Bedeutung der Theilung für das Leben und die Grenzen des Theilungsvermögens der lebenden Substanz.

Wie der Einleitung zu entnehmen ist, bilden die Nichtexistenz einer spontanen Erzeugung organisirter Substanz innerhalb des Organismus und das Hervorgehen aller lebenden Individualitäten der Zelle aus anderen durch den Vorgang der Theilung die Ausgangs- und Stützpunkte meiner Auffassung der Elementarstructur der Lebewesen und des Wachsthums der lebenden Substanz.

Indem wir annehmen, dass innerhalb des Organismus das Lebende nur wieder aus dem Lebenden, oder in anderer Form ausgedrückt, das Organisirte nur wieder aus dem Organisirten hervorgeht, befinden wir uns bezüglich der Herleitung der im Organismus auftretenden Anlagen in derselben Lage, wie etwa der Botaniker, wenn er über die Entstehung der Pflanzen oder der Pflanzenwelt Auskunft geben soll. Stellt er sich auf den Standpunkt der Erfahrung, so kann er nur ein Entstehen von Pflanzen aus Pflanzen einräumen.

Die Annahme einer anderen Entstehung, vor Allem einer spontanen Erzeugung niedrigster Organismen, aus denen die Pflanzenformen der Jetztwelt direct oder indirect hervorgegangen sind, und die in Betreff ihrer Organisation noch niedriger stehend angenommen werden müssten als die niedrigsten der uns bekannten vegetabilischen Organismen, von denen wir ja wissen, dass sie nicht elternlos entstehen, liesse sich thatsächlich durch nichts begründen. Und ein Gleiches gilt auch in Bezug auf das Thier und die Thierwelt.

Nach und nach greift diese anfänglich nur auf die systematische Betrachtung der Organismen bezugnehmende Auffassung auch in das Gebiet der Histologie hinüber. Als Pasteur vor etwas mehr als drei Decennien seine Untersuchungen über die Gährung veröffentlichte, war die Unrichtigkeit der spontanen Entstehung von Hefezellen in gährungsfähigen Flüssigkeiten, welche noch von Schleiden behauptet und durch vermeintliche Thatsachen gestützt wurde, endgiltig nachgewiesen. Aber damals hielt man die spontane Entstehung von Zellen innerhalb des Organismus noch für eine gewöhnliche Sache. Noch vor wenigen Jahren liess man den Zellkern aus dem als Flüssigkeit angenommenen Protoplasma hervorgehen und nahm noch eine spontane Bildung organisirter Inhaltskörper (Chlorophyllkörner etc.) in der Pflanzenzelle an.

Nun aber reift nach und nach die Erkenntniss heran, dass auch innerhalb des Organismus kein spontanes Entstehen erfolge, mit anderen Worten, dass auch im Organismus aus todter Substanz lebende Substanz sich nicht bilden könne[1]). Dem bekannten Virchow'schen Satze: omnis cellula e cellula folgte der hauptsächlich Flemming's Forschungen zu dankende, nunmehr für Pflanze und Thier gleich feststehende Satz: omnis nucleus e nucleo, und die Erfahrungen der jüngsten Zeit lehren, dass gerade durch die besten optischen Hilfsmittel und durch die feinsten Methoden der mikroskopischen Untersuchung die bis dahin angenommenen Fälle der Umwandlung nicht organisirter Substanz in organisirte auf unvollkommenen Beobachtungen beruhten. Es weisen alle mit den vollendetsten Mitteln der Forschung erzielten Beobachtungen auf das alleinige Hervorgehen des Lebenden aus dem Lebenden, auch in Hinsicht auf die kleinsten der Wahrnehmung zugänglichen Gebilde der Zelle hin. Die Sache steht in Bezug auf die Zelle genau so wie in Bezug auf die beiden organischen Reiche: es ist kein Fall spontaner Entstehung einer lebenden Individualität mit Sicherheit nachgewiesen worden.

---

[1]) Um nicht missverstanden zu werden, bemerke ich, dass allerdings bei der Assimilation todte Substanzen in Bestandtheile der Gewebe umgesetzt werden; es handelt sich aber nicht um diesen freilich auch nur unter Mitwirkung des Lebenden stattfindenden Vorgang, sondern darum, dass die organisirten Individualitäten nur

Es scheint mir aber auch die Voraussetzung einer innerhalb des Organismus thätigen generatio spontanea im geringeren Grade wahrscheinlich als die Annahme einer Urzeugung der Pflanzen und Thiere. Im Grunde genommen besteht bezüglich der Annahme irgend einer Form der Urzeugung kein logischer Zwang. Allein die hohe Wahrscheinlichkeit der Kant-Laplace'schen Hypothese der Entstehung der Himmelskörper und das Erlöschen organischer Reste in den ältesten Schichten der Erdrinde macht die Annahme plausibel, dass in der Zeit aus dem ewigen, todten Stoff das Lebende hervorgegangen sei, nachdem die Temperatur der einzelnen Weltkörper und der Eintritt anderweitiger für den Bestand der Organismen nothwendiger Bedingungen die Existenz der lebenden Wesen ermöglichte. Eine solche durch etwaige analoge Erwägungen gebotene Hinleitung auf eine spontane Entstehung lebender Gebilde innerhalb des Organismus besteht aber nicht. Es waren mit dem ersten Auftreten der Lebewesen diesen wesentlich wohl schon dieselben Mittel gegeben, sich innerlich auszugestalten, die wir heute an ihnen, freilich in viel mannigfaltigerer und vollendeterer Weise ausgebildet sehen, Mittel, die es ermöglichen, das Organisirte unter Zufluss von Nahrung immer wieder aus dem Organisirten zu bilden.

Da aber weder logische Gründe, noch Erwägungen irgend welcher Art zur Annahme einer spontanen Entstehung lebender Substanz innerhalb des Organismus nöthigen, und vor Allem keine unzweifelhafte, auf eine solche Form der Urzeugung hinweisende Thatsache vorliegt, so erscheint es erlaubt, den Grundsatz aufzustellen, dass innerhalb des Organismus alles Lebende unmittelbar aus dem Lebenden, oder was für uns dasselbe ist, alles Organisirte unmittelbar aus dem Organisirten hervorgehe. Diesen Satz stelle ich als Axiom auf; er bildet den Ausgangspunkt aller meiner Betrachtungen über die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz.

---

aus organisirten Bildungen sich ableiten, also z. B. im Protoplasma nicht aus Zucker, Eiweiss, Chlorophyllfarbstoff u. s. w. ein Chlorphyllkorn entstehen könne, sondern dass dieses nur aus seines Gleichen und aus lebenden Chlorophyllkorn-Anlagen sich bilde.

Ich stelle denselben ohne alle Einschränkung hin, in welcher Form er allerdings den Charakter einer Hypothese annimmt [1]).

Auch Diejenigen, welche an der Möglichkeit einer Entstehung des Lebenden innerhalb der Pflanze oder des Thieres aus todter (wenn auch organischer, d. i. kohlenstoffhaltiger) Substanz festhalten, werden zugeben müssen, dass diese Hypothese die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Wenn aber dieser Grundsatz oder diese Voraussetzung richtig ist, so folgt, dass alle uns in der Zelle entgegentretenden lebenden Individualitäten aus anderen lebenden Gebilden auf dem Wege der Theilung hervorgehen müssen. Jede andere Möglichkeit ist aus logischen Gründen ausgeschlossen.

Diese Schlussfolge, obgleich logisch vollständig berechtigt, ist aber doch nicht so von selbst einleuchtend, als dass nicht eine kurze Erläuterung am Platze sein würde. Ich bezeichne mit dem Worte Neubildungen alle neu in der Zelle auftretenden lebenden Individualitäten, z. B. Kern, Plastiden [2]), Chlorophyllkörner etc. Gewöhnlich entstehen diese Neubildungen durch eine sichtliche Theilung, die wir nach der Form, in welcher die Abgliederung des neuen Theiles von dem alten erfolgt, als Abspaltung (Abschneidung) oder Ein- und Abschnürung (Sprossung) bezeichnen. Es gibt aber andere Formen der Neubildung, die nicht sofort als Theilungen erkennbar sind, nämlich die sogenannten Differenzirungen. Sie erscheinen nicht nur bei der Entstehung mancher Zellen, sondern auch, wie in einem späteren Capitel näher auseinandergesetzt werden soll, bei der Neubildung mancher organisirter Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Als Beispiel führe ich die Entstehung der Ascosporen an. Vor Eintritt der Sporenbildung befindet sich im Ascus ein Zellkern. Dieser theilt sich in

[1]) Vgl. dagegen Flemming l. c. p. 191, 192 und Altmann l. c. p. 140, wo es allerdings heisst, dass die Abscheidung eines organisirten Elements aus einer Lösung sehr unwahrscheinlich ist, eine solche Entstehung der organisirten Substanz aber doch zugegeben wird.

[2]) Unter Plastiden fasse ich alle protoplasmatischen Anlagen der Zelle, aus denen Chlorophyllkörner und alle anderen organisirten Individualitäten der Zelle hervorgehen, zusammen.

zwei gleiche Theile und die neuen Kerne erzeugen in derselben Weise neue Kerne, bis acht Kerne entstanden sind. Um diese Kerne »differenzirt« sich das Protoplasma derart, dass schliesslich acht Primordialzellen vorhanden sind, welche in einer glykogenreichen Protoplasmamasse eingeschlossen erscheinen, innerhalb welcher diese Primordialzellen sich behäuten und zu Ascosporen umbilden.[1] Den bei der Entstehung der Primordialzellen stattfindenden inneren organisatorischen Process kennen wir nicht, aber es sind bezüglich der »Differenzirung« des Protoplasmas doch nur zwei Fälle möglich. Entweder wird jede Primordialzelle gewissermassen aus dem allgemeinen Protoplasma herausgeschnitten, wie etwa bei *Aneimia* eine Spaltöffnungsmutterzelle aus einer Dermatogenzelle herausgeschnitten wird, und dann wird wohl Niemand anstehen, diesen Vorgang als Theilung zu bezeichnen; oder es haben sich aus dem Verbande des Protoplasmas irgendwie losgelöste Theilchen um je einen Kern angesammelt und bilden um diesen herum durch neuerliche Verbindung das Protoplasma der Primordialzelle. Es musste also der nachträglichen Verbindung eine Theilung des Protoplasmas oder eine Theilung von Protoplasmapartien vorangehen. Ein dritter Fall ist, wenn die spontane Erzeugung lebender Substanz ausgeschlossen ist, nicht möglich. Da alle »Differenzirungen« auf diese beiden Typen zurückzuführen sind, so erscheint wohl der oben ausgesprochene Satz vollkommen begründet, und ich gehe nun auf die Vorgänge der Theilung selbst ein.

Die grosse Bedeutung der Theilung für Leben und Bestand der Pflanze und der Pflanzenwelt geht schon aus folgenden Erfahrungssätzen hervor:

1. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Gewächse beruht, wie verschiedenartig auch die Formen dieses Vorganges sein mögen, auf der Theilung der ganzen Pflanze oder ihrer Organe.

[1]) Vgl. De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884, p. 81.

2. Die Zellen gehen nur aus Zellen und aus diesen nur durch Theilung hervor.

3. Auch die geschlechtliche Fortpflanzung hat, obwohl schliesslich auf Verschmelzung von Zellen beruhend, dennoch Theilung der Zellen zur Voraussetzung, denn auch die Zeugungszellen entstehen durch Theilung.

Bei dem Vorgange der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird von dem ganzen Pflanzenstocke ein Individuum auf natürliche oder künstliche Weise abgetrennt, welches befähigt ist, sich zu einem neuen Stocke zu individualisiren. In den einfachsten Fällen (Hefe, Spaltpilze) beruht die Vermehrung auf einem einfachen Zelltheilungsvorgange.

In den Geweben erscheinen die Elemente gewöhnlich bis ans Lebensende vereinigt, obgleich ihre Entstehung auf Theilungen der Zellen zurückzuführen ist. In manchen Fällen (Entstehung des bekannten Wassernetzes, *Hydrodictyon utriculatum*) geht das Gewebe durch Vereinigung anfangs getrennter Zellen hervor.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden nach fortgesetzten Theilungen im Organismus endlich durch Theilungen zweierlei Zeugungszellen gebildet, die während des Zeugungsactes vollkommen mit einander verschmelzen und die Anlage des Pflanzenkeimes bilden.

Durch diese Zusammenstellung soll nicht mehr gesagt sein, als dass die Verwendung, welche die Theilproducte des Pflanzenkörpers erfahren, sich sehr verschiedenartig gestaltet und zu Trennungen, einfachen Verbindungen und zu vollständigen Verschmelzungen führt. Es kann sich aber die Theilung auch in der Art vollziehen, dass die Theilproducte vom Anfang an und häufig bis zum Ende ihrer Existenz verbunden bleiben, wie dies bei der Gewebebildung Regel ist. Diese Form der Theilung, welche, wie ich zeigen werde, auch sonst noch im Leben der Pflanze eine grosse Rolle spielt, will ich zum Unterschiede von jenen Theilungsformen, die sich als factische Trennungen zu erkennen geben, als innere Theilung bezeichnen.

Durch diese kurze Zusammenfassung ist schon angedeutet, wie mannigfaltig die organische Leistung der Theilung ist. Trotz aller

Mannigfaltigkeit verbindet alle Arten der Theilung ein gemeinschaftlicher Charakterzug: durch die Theilung werden die Eigenschaften der sich theilenden lebenden Individualität auf die Theilproducte übertragen. Es ergibt sich aus dieser Thatsache eine sehr einfache und einleuchtende Anschauung der Erblichkeit, wie ich im Schlusscapitel dieses Buches auseinandersetzen werde.

Die verständlichste Art der auf Theilung beruhenden Vermehrung der Pflanzen tritt uns dort entgegen, wo die losgelösten Theile alle jene Organe enthalten, welche erfahrungsgemäss zu ihrer Weiterentwicklung erforderlich sind. Es ist ebenso begreiflich, dass aus einem durch künstliche oder natürliche Theilung entstandenen Fragment eines Myceliums oder eines Sclerotiums der betreffende Pilz in seiner ganzen Vollkommenheit hervorgeht, wie, dass aus einem getheilten *Buxus*- oder *Fragaria*-Stock sich die ganze Pflanze völlig normal bis zur Fruchtreife entwickelt. Denn in beiden Fällen ist durch die Theilung allerdings die Masse der Theilstücke im Vergleiche zum Mutterstocke eine kleinere geworden, allein die lebenden, zur Weiterentwicklung der Pflanze gehörigen Organe bleiben in jedem Theilstücke vorhanden, z. B. bei einem getheilten *Buxus*-Stock: Wurzeln und mit Knospen versehene Stengel.

Es wird wohl Niemand bezweifeln, dass jede Pflanze oder jeder Pflanzenstock durch Theilung vermehrt werden könne, wenn nur bei der Theilung keine zu tiefgehende Verletzung stattfand und wenn die Theile unter günstige Ernährungsverhältnisse gelangten.

Die mit Stecklingen zum Zwecke der Vermehrung angestellten Versuche haben bisher ein sehr ungleiches Resultat ergeben. Tausende von Gewächsen lassen sich durch Stecklinge leicht vermehren, z. B. Weiden und Pappeln, andere wieder schwieriger, z. B. der in Gärten häufig cultivirte Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*) und zahlreiche Nadelbäume. Bei vielen Holzgewächsen ist eine Stecklingsvermehrung bisher noch gar nicht gelungen, z. B. bei der Buche (*Fagus silvatica*).

Es wird häufig angegeben, dass nur Holzgewächse der Stecklingsvermehrung zugänglich seien, nicht aber krautige Pflanzen. Es ist dies aber unrichtig und wohl darauf zurückzuführen, dass der Cultivateur bei Holzgewächsen diese Vermehrungsart häufiger wählt als bei krautigen Pflanzen, bei welchen ihm gewöhnlich die Samenvermehrung willkommener ist, so dass bezüglich der Weiterentwicklung von Stecklingen krautiger Gewächse relativ wenig Erfahrungen vorliegen. Doch wissen die Gärtner gut, dass sich Georginen, *Selaginella*, *Ageratum mexicanum*, *Coleus* etc. durch Stecklinge leicht vermehren lassen. Dass krautige Sprosse der Stecklingsvermehrung mit Erfolg unterworfen werden können, geht auch aus folgenden Thatsachen hervor. Manche Holzgewächse lassen sich nur durch ganz junge Sprosse vermehren, welche noch nicht verholzt sind, vielmehr noch einen krautigen Charakter an sich tragen, und es geht überhaupt bei Sträuchern die Stecklingsvermehrung besser vor sich, wenn die Sprosse noch jung, »krautig« sind.

Ich fand, dass im Allgemeinen die Cultur der Stecklinge im absolut feuchten Raume und bei hoher Wachsthumstemperatur ihre Entwicklung befördert; auch ein auf den Querschnitt des mit seinem unteren Ende im Wasser befindlichen Stecklings ausgeübter Druck begünstigt oftmals die Entwicklung. Relativer Reichthum der Stecklinge an jungen parenchymatischen Zellen ist, soviel ich gesehen habe, stets ein förderliches Moment. Damit im Zusammenhange steht die schon erwähnte Thatsache, dass der »krautige«, besonders aber der »getriebene« Zustand des Stecklings dessen Weiterentwicklung befördert. Manche Gewächse erfordern ganz bestimmte Bedingungen, damit ihre Zweigabschnitte sich bewurzeln. So entwickeln sich Erlenstecklinge nur bei grosser Nässe des Culturbodens. In manchen Fällen gedeiht ein mit stark entwickeltem Holzkörper versehener Steckling besser als ein krautiger; hier ist aber sichtlich die reichlich aufgestapelte Reservenahrung das fördernde Moment.

Ich zweifle nicht daran, dass die Fähigkeit, durch Stecklinge vermehrt werden zu können, weitaus mehr Gewächsen zukommt, als bisher bekannt ist. Aus meinen Erfahrungen will ich zur Bekräftigung

meiner Meinung das Folgende anführen. Neben der Buche werden sehr oft der Wachholder (*Juniperus communis*) und *Pinus*-Arten als Holzgewächse genannt, welche durch Stecklinge nicht fortzupflanzen sind. Bei zahlreichen von mir schon vor Jahren angestellten, vielfach variirten Versuchen gelang es, Wachholderstecklinge zur Bewurzlung und zur Weiterentwicklung zu bringen, hingegen führten alle mit Buchen und Föhren angestellten Versuche zu durchaus negativen Resultaten. Besonders viele Mühe gab ich mir mit der Zucht von Buchenstecklingen, es gelang aber nicht einmal, geknickte, mit der Mutterpflanze noch in Verbindung stehende, im Boden befindliche Zweigstücke zur Bewurzlung zu bringen, obgleich, wie bekannt, dieses Knickverfahren bei allen der Stecklingsvermehrung zugänglichen Objecten sich stets sehr günstig erweist. Auch krautige Buchentriebe, in verschiedenen Entwicklungsstadien angewendet, lieferten durchaus negative Resultate.

Die Frage, ob alle Gewächse durch Zweigstecklinge vermehrt werden können, möchte ich nicht bejahen. Es ist nämlich, wie die später folgenden Auseinandersetzungen deutlich zeigen werden, zur Fortpflanzung durch Theile einer höheren Pflanze nicht nur erforderlich, dass fortbildungsfähige Organe, beziehungsweise derlei Gewebe vorhanden sind, sondern dieselben müssen sich auch in Zuständen befinden, welche die Ausbildung eines bestimmten Gewebes, des Callus, ermöglichen, innerhalb welchen Gebildes die Anlage der neuen Organe, z. B. der Wurzeln eines Zweigstecklings, erfolgt. Zu dieser Callusbildung ist eine gewisse Menge von Reservestoffen nothwendig und zudem cambiale oder parenchymatische, leicht ins Theilungsstadium eintretende Zellen. Allzustarke Verholzung der Gewebe und ungenügende Menge von Reservestoffen scheinen die Hauptursachen zu sein, warum manche Gewächse durch Stecklinge nicht zu vermehren sind. Durch den genannten Mangel ist nach meinen Erfahrungen der organischen Theilbarkeit höherer Pflanzen eine Grenze gesetzt.

Ueber die Vermehrung der Pflanzen durch Laubknospen liegen bisher nur wenige Beobachtungen vor. Besondere Experimente sind in dieser Richtung nicht angestellt worden, so dass wir allein

auf gärtnerische Erfahrungen angewiesen sind. Da es aber von vorneherein weniger wahrscheinlich ist, eine Pflanze durch Knospen als durch Zweigstecklinge zu vermehren, so sahen sich die Cultivateure nicht veranlasst, näher an diese Frage heranzutreten. Was über die Vermehrung der Gewächse durch Laubknospen bekannt ist, möchte vielleicht auf zufällige Wahrnehmungen zurückzuführen sein. Ich habe in der gärtnerischen Literatur nur drei Pflanzen ausfindig gemacht, welche erfahrungsgemäss durch Laubknospen fortgepflanzt werden können: der Weinstock, die *Glycina chinensis* und die *Paeonia arborea*.

Durch besonders angestellte Versuche wird die Zahl dieser Pflanzen sich wohl vermehren lassen. Doch möchte ich nach meinen eigenen Beobachtungen annehmen, dass bei den meisten Pflanzen das Resultat ein negatives sein wird, und zwar aus zweierlei Gründen, erstlich weil es überhaupt mit Schwierigkeiten verbunden ist, Knospen zu cultiviren, und zweitens deshalb, weil es den meisten Knospen schon an ausreichenden Mengen von Reservestoffen gebricht, um einen kräftigen Callus oder überhaupt einen Callus bilden zu können.

Mit Weissbuche (*Carpinus Betulus*), Buche und *Lonicera xylosteum* angestellte Versuche ergaben ein durchaus negatives Resultat, hingegen bilden Axillar- oder Terminalknospen der Esche (*Fraxinus excelsior*) sehr bald einen kräftigen Callus aus, in welchem cambiale Zellen und Gefässe entstehen. Nun enthalten die dicken Knospendecken dieses Baumes wenigstens kleine Mengen von Reservestoffen, es ist somit etwas Material vorhanden, welches zur Entwicklung eines Callus ausreicht. Aber weiter geht nach meinen Erfahrungen die Entwicklung nicht, eine Bewurzelung der Knospen stellt sich nicht ein. Noch weniger weit reicht nach Beobachtungen, welche in meinem Laboratorium von Herrn Rechinger ausgeführt wurden, die Fortentwicklung der Knospen von Pappeln, deren Fragmente nur spärliche Mengen von Reservesubstanzen enthalten. Cambiale Zellen werden in denselben gar nicht gebildet. Selbstverständlich unterbleibt die Weiterentwicklung, ja selbst die Wurzelbildung.

Dass die Anwesenheit von Reservestoffen ein Erforderniss für die vollständige Entwicklung der Knospen bildet, lehren wohl am

deutlichsten die Brutknospen. Die Ausbildung dieser natürlichen Vermehrungsorgane der Pflanzen steht gewöhnlich mit dem Zeugungsverluste (Apogamie) der betreffenden Gewächse im Zusammenhange und tritt selbst bei den höchstentwickelten Pflanzen (Dicotylen) auf, z. B. bei *Lilium bulbiferum*, *Dentaria bulbifera* u. m. a. Da die apogamen Blüthenpflanzen keine oder doch keine keimfähigen Samen hervorbringen, so müssen diese normalen Vermehrungsorgane durch andere substituirt werden. Es geschieht dies durch Brutknospen, welche hier nichts anderes als metamorphosirte Axillarknospen sind. Die Metamorphose besteht in einer Umwandlung der gewöhnlichen Laubknospe in ein knollenförmiges Gebilde, dessen Stammtheil mit Reservestoffen beladen ist, während die Laubblätter die äusserste Reduction erfahren haben. Gleich Laubblättern lösen sich diese Brutknospen organisch vom Mutterstamme los und säen sich wie Samen aus.

Wie aus den angeführten Beispielen hervorgeht, scheinen die Knospen vieler Pflanzen die Fähigkeit zu haben, als Vermehrungsorgane fungiren zu können; es dürfte aber der factischen Bethätigung dieses potentiellen Vermögens häufig durch den Mangel an Reservestoffen eine Grenze gesetzt sein. Vielleicht liegen die Gründe hierfür, wie einige später folgende auf andere Organe bezugnehmende Beobachtungen annehmen lassen, noch tiefer.

Die Stecklinge sind den Knospen gegenüber als Vermehrungsorgan schon deshalb im Vortheile, weil in ihren Stammtheilen meist reichlich Reservestoffe aufgestapelt sind; aber es kommt ihnen wohl auch noch der Umstand zugute, dass sie in ihrem Holzkörper eine zur Ernährung der Knospen dienende natürliche Strombahn zur Zuführung von Wasser und Bodennährstoffen besitzen. Die bisher mitgetheilten Thatsachen über die organische Theilbarkeit höherer Pflanzen haben gelehrt, dass im Allgemeinen durch getheilte Stöcke die Vermehrung leichter durchzuführen ist als durch Zweigstecklinge, und durch diese wieder leichter als durch künstlich losgelöste Knospen. Es gewinnt mithin den Anschein, als würde sich das Theilungsvermögen mit der Abnahme der entwicklungsfähigen Organe verringern. Diese Relation ist aber nur innerhalb sehr enggezogener Grenzen

richtig; denn das Anpassungsvermögen der Pflanzen gestattet deren ungeschlechtliche Vermehrung, und zwar in ausgedehntem Masse, durch Adventivsprosse selbst dann noch, wenn an den Theilstücken keine direct weiter entwicklungsfähigen Organe vorhanden sind.

So lassen sich bekanntlich viele Gewächse leicht durch Theilstücke von knospenfreien Wurzeln, knospenfreien Stammgebilden und knospenfreien Blättern vermehren. Es erscheint uns die Fähigkeit dieser Gewächse, vermittelst adventiver Organe sich fortzupflanzen, zunächst als Ausdruck ihres grossen Reproductions- oder Regenerationsvermögens. Wenn man von einem vollkommenen Individuum des Löwenzahns die ganze Blattrosette abschneidet, so dass nur die Wurzel übrig bleibt, so regenerirt sich alsbald durch Vermittlung eines Callus die Pflanze, indem rasch ein neuer oberirdischer Spross gebildet wird. Man kann aber auch die Wurzel in zahlreiche Stücke zerschneiden, und es bringt dann jedes Theilstück neue Blattsprosse und neue Wurzeln hervor.[1]) Durch den normalen beblätterten Spross dieser Pflanze gelingt die Reproduction absolut nicht, und nur sehr unvollkommen durch einen unterirdisch getriebenen, aus dicken Stengelgliedern und kleinen Blättern bestehenden; hingegen sehr leicht durch ein Wurzelstück, woraus zu ersehen ist, dass keine strenge Proportionalität zwischen dem Grade der directen Entwicklungsfähigkeit der Theilstücke einer Pflanze und dem Grade ihres Theilungsvermögens besteht.

Die grosse Reproductionskraft der Weiden und Pappeln ist bekannt. Diese Gewächse, welche sich so leicht durch mit Knospen besetzte Zweigstücke (Stecklinge, Stangen) vermehren lassen, gestatten auch eine Fortpflanzung durch knospenfreie Zweig- oder Stammabschnitte. Es bildet sich an solchen Stammstücken vom Cambium

---

[1]) Der Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) ist zu dem Versuche über die Reproduction der Pflanzen aus Wurzeln besonders geeignet. Der bekannte, in Gärten oft gezogene Gewürzstrauch (*Calycanthus floridus*) wird von den Gärtnern mit Vorliebe durch Wurzelstücke vermehrt. Zahlreiche Angaben über Pflanzen, welche durch Wurzeln oder Blätter vermehrt werden können, finden sich in dem später noch öfter citirten Werke Vöchting's, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn 1878, I.

der Schnittfläche aus ein Callus, der bekannte Ueberwallungsring, in dessen Innerem die adventiven Sprosse entstehen.

Man kennt heute bereits eine Menge von Pflanzen, und zwar sowohl monocotyle (*Hyacinthus*, *Scilla* etc.), als dicotyle Gewächse (z. B. Begonien, ein besonders ausgezeichnetes Beispiel ist die als Blattpflanze so häufig gezogene *Begonia Rex*), welche sich durch Blätter fortpflanzen lassen. An den abgeschnittenen Blättern oder Blattfragmenten entstehen Advertivknospen, aus denen bewurzelnde Sprosse hervorgehen. Wie es kommt, dass an den Blättern dieser Gewächse die Brutknospen aus freien Stücken entstehen (*Cardamine*) oder erst nach mehr oder minder tief eingreifenden Verletzungen (z. B. bei *Begonia Rex*, wo ein Einschneiden der Gefässbündel zur adventiven Knospenbildung erforderlich ist), wird später ersichtlich werden.

Man kann also die Theilung selbst höherer, mit Blättern, Stengeln und Wurzeln versehener Pflanzen mit Erfolg so weit treiben, dass selbst Abschnitte von Stämmen, Wurzeln und Blätter, die frei von allen entwicklungsfähigen Sprossanlagen sind, die Vermehrung vermitteln.

Es frägt sich nun, ob hiermit die äusserste Grenze der organischen Theilbarkeit der Gewächse erreicht sei. Wie weit die Theilungsfähigkeit reicht, ist, wenn es sich um rein thatsächliche Verhältnisse handelt, nicht in eine kurze Formel zu fassen, denn es ergeben sich je nach den specifischen Eigenthümlichkeiten der Pflanze eine Menge von Verschiedenheiten, die aber, wie später gezeigt werden soll, unter Zugrundelegung einer theoretischen Erwägung auf eine Einheit zurückzuführen sind.

Auf der untersten Stufe blattbildender Gewächse, bei den Moosen, namentlich bei den Lebermoosen, wo das Vegetationsorgan vielfach noch einen thallusartigen Charakter annimmt (z. B. bei *Marchantia*), erreicht die ungeschlechtliche Vermehrbarkeit den höchsten Grad, indem beinahe jede Zelle die Fähigkeit hat, durch das Zwischenglied des Vorkeimes zur Moospflanze sich umzubilden. Bei diesen Gewächsen erreicht aber auch die Theilbarkeit die äusserste Grenze, indem, freilich nur in seltenen Ausnahmsfällen, einzelne von der Mutterpflanze

sich loslösende Zellen (Brutzellen) zur Pflanze heranzuwachsen befähigt sind. Regel ist aber doch, dass die Zelle eines Blattes, eines thallusartigen Stammes oder der Haarwurzel, aus welchen die Pflanze hervorgeht, durch längere oder kürzere Zeit mit der Mutterpflanze in Verbindung bleibt.

Ein anderer Fall weitgehender Theilbarkeit, der noch merkwürdiger ist, da er eine phanerogame Pflanze betrifft, wurde von L. Koch[1]) constatirt. Der genannte Forscher hat gezeigt, dass ein kleines Theilstück (Keimlingsspitze) des sehr einfach gebauten Keimfadens der Orobanchen ausreicht, um eine normale Pflanze hervorzubringen, wenn es nur rechtzeitig in lebenden Contact mit der Nährpflanze gelangt ist. Die Anlage der neuen Pflanze erfolgt also in diesem Falle durch ein aus wenigen gleichartig erscheinenden Zellen bestehendes Theilstück.

Was die nicht parasitischen Phanerogamen anbelangt, so ist nach den bisherigen Erfolgen stets eine reichlicher ausgebildete Anlage zur Entwicklung eines neuen Individuums erforderlich, die Theilbarkeit also eine begrenztere als bei den Moosen und der Orobanche. Nach Versuchen, welche ich mit den Wurzeln des Löwenzahns anstellte, kann die Theilbarkeit noch weiter getrieben werden, als in den oben angeführten Fällen, wo ganze Querscheiben der Wurzeln in Betracht kamen, aus denen nach Entstehung eines Callus die Pflanze sich vollständig regenerirte. Man kann diese Querscheiben auch der Länge nach spalten, auch einen Theil des Holzkörpers entfernen, ohne die Reproductionskraft des Restes zu vernichten. Dennoch muss das Theilstück eine gewisse Masse lebenden, an plastischen Stoffen reichen Gewebes besitzen, offenbar deshalb, um das Material zur Callusbildung zu liefern. Querscheiben von 1—2 *mm* Dicke bildeten in meinen Versuchen keinen Callus mehr oder nur einen zarten Anflug eines solchen. An 3—4 *mm* dicken Scheiben wurde allerdings ein Callus gebildet, derselbe brachte aber keine Adventivsprosse hervor. Es ist also bei dieser Pflanze, wie man sieht,

[1]) L. Koch, Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887, pag. 9, 28 und 193.

nicht nur nöthig, dass Callus gebildet wird; es muss dieser auch einen gewissen Grad der Ausbildung erlangen, um die Entstehung adventiver Anlagen zu ermöglichen.

Die mir bekannte unterste Grenze der Theilbarkeit einer nicht parasitischen phanerogamen Pflanze wurde in meinem Laboratorium an der Kartoffel constatirt.[1]) Wenn man aus dem Innern einer Kartoffel einen Würfel von 1—2 *cm* Höhe herausschneidet und denselben in feuchtem Sande bei mittlerer Temperatur und mässiger Feuchtigkeit hält, so entstehen in seinem Innern, aber nahe an der Oberfläche, Adventivsprosse, welche sich bei geeigneter Cultur zu normalen Pflanzen weiterentwickeln. Die zu den Versuchen verwendeten Würfel des inneren Kartoffelgewebes bestehen fast nur aus stärkeführendem Parenchym, in welches sparsam Gefässbündelzüge eingestreut sind, die ausschliesslich aus protoplasmareichen Cambiumzellen zusammengesetzt sind. An der Schnittfläche entsteht ein phellogenartig aussehender Callus und in diesem entwickeln sich jene zelligen Anlagen, aus welchen die Adventivsprosse hervorgehen.

Zum Verständniss des Theilungsvermögens der Pflanze ist die Kenntniss der Entstehungsweise der adventiven Sprosse erforderlich. Aus den Untersuchungen über die Entstehung adventiver Sprosse aus knospenfreien Blättern, Stengeln und Wurzeln, welche von Regel, Vöchting, A. Hansen u. A. angestellt wurden, ist zu ersehen, dass die Anlagen dieser Sprosse auf protoplasmareiche oder doch wenigstens protoplasmaführende Zellen zurückzuführen sind, welche schliesslich, gewöhnlich unter Vermittlung eines Callus, ein Theilungsgewebe bilden, in welchem je eine Meristemzelle zum Ausgangspunkte des adventiven Sprosses oder des neu entstehenden Individuums wird.

Eine solche Meristemzelle, welche die Anlage eines neuen Pflanzenindividuums bildet, ist im Wesentlichen der befruchteten Eizelle, aus welcher der geschlechtlich entstandene Keim hervorgeht, äquivalent und ich stehe nicht an, diese den Keim auf ungeschlechtliche Weise

[1]) Von Herrn Karl Rechinger, welcher seit längerer Zeit mit eingehenden Studien über Regeneration im Pflanzenreiche daselbst beschäftigt ist.

hervorbringende, oder wenn man will, diesen selbst repräsentirende Meristemzelle als secundäre Embryonalzelle (secundäre Eizelle) zu bezeichnen. Denn diese Zelle ist von dem Augenblicke an, in welchem aus ihr durch gesetzmässige Theilungen eine embryonale Pflanze und endlich die normale Pflanze mit allen ihren Eigenthümlichkeiten hervorgeht, von der befruchteten Eizelle nicht mehr verschieden, da sie dieselben Producte wie diese, durch dieselben Mittel und in derselben Reihenfolge hervorbringt. All dies ist aber nur möglich, wenn sie dasselbe Plasma (Keimplasma) und, wie man annehmen darf, in derselben Menge, wie die Eizelle, enthält.

Welche Zellen befähigt sind, solche secundäre Embryonalzellen hervorzubringen, lässt sich in jedem Falle feststellen und wir wissen, dass ausser Cambiumzellen[1]) auch die parenchymatischen Elemente der Rinde und des Markes, ja sogar Oberhautzellen[2]) befähigt sind, den Ausgangspunkt zur Entwicklung einer neuen Pflanze zu bilden. Da nun jede Pflanze auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt werden kann, da ferner alle Kategorien von Zellen, wenn sie nur noch lebendes Protoplasma führen, sich thatsächlich nach bestimmten Theilungsvorgängen zu secundären Embryonalzellen umzugestalten vermögen, so scheint die Behauptung, dass jede noch Protoplasma führende lebende Zelle fähig sei, die Mutterpflanze zu reproduciren, keine allzu gewagte zu sein. Wäre dies richtig, so ginge in gewissem Sinne die Theilbarkeit selbst der höchsten Pflanze hinab bis zur Einzelnzelle.

Zu dieser Auffassung ist auch Vöchting[3]) bei seinem Versuche, die Grenzen der Theilbarkeit des Pflanzenkörpers festzustellen, gelangt. Er sagt[4]): »So führt Alles zu der Annahme, dass in dem Stoff- und Kräftecomplex jeder einzelnen lebendigen vegetativen Zelle

---

[1]) Vöchting l. c. p. 252.

[2]) Hansen, Vergleichende Untersuchung über Adventivbildungen im Pflanzenreiche. Abhandlungen der Senckenberg'schen Gesellschaft. Bd. XII (1881). Frankfurt am Main.

[3]) l. c. p. 246—256.

[4]) l. c. p. 255.

des Organismus die Möglichkeit zur Reproduction der Totalität mit ihrer mannigfachen Gliederung gegeben ist. Man kann sagen, dass in jeder einzelnen Zelle des Organismus das Ganze implicite enthalten sei, dass das letztere gewissermassen in jedem Einzelnelement schlummere; nur muss man dabei stets im Auge behalten, dass diese Ausdrucksweise eine lediglich metaphorische Bedeutung hat. Am complexen Organismus ist jede Zelle nur Theil eines Ganzen, welcher für diesen eine bestimmte Function erfüllt; erst mit ihrer Isolirung hören die Beziehungen zur Totalität auf und nun treten die Bedingungen ein, vermöge deren sie sich zum Ganzen zu entwickeln strebt.«

Was die Einzelnzelle alles factisch enthält, können wir freilich nicht sagen, aber beobachten können wir, was sich aus ihr entwickelt. Und in dieser Beziehung können wir mit Bestimmtheit behaupten, dass die secundären Embryonalzellen mit den befruchteten Eizellen vollkommen übereinstimmen, wie eben auseinandergesetzt wurde.

Man muss Vöchting beistimmen, wenn er sagt, dass die Zellen eines complexen Organismus in einer Wechselwirkung stehen, welche zu einer verschiedenen Ausbildung und Function der Einzelnzelle führt; es spricht sich diese Correlation schon frühzeitig aus, denn wenn am Vegetationspunkte alle Elemente noch gleichartig erscheinen, so hört diese Gleichartigkeit bald auf, denn wie die Theilungen im Meristem der Vegetationsspitze beendigt sind, nehmen die Zellen einen verschiedenen Charakter an und dienen verschiedenen Functionen. Auch innerhalb des Protoplasmas und des Kernes haben wir ähnliche Veränderungen anzunehmen, indem die anfangs gleichartig oder in gleicher Weise gegliedert erscheinende Masse beider später Differenzirungen darbietet, welche wir am einfachsten als die gegenseitige Wirkung anfangs gleicher oder wenig verschiedener Theile betrachten können.

Was den Vöchting'schen Satz anbelangt, dass die Zelle erst durch ihre Isolirung die Fähigkeit erlangt, sich zum Ganzen, d. i. zu einer selbstständigen Pflanze weiter zu entwickeln, so ist zunächst an das zu erinnern, was oben über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Moose gesagt wurde. Nur bei diesen auf der untersten Stufe

der beblätterten Pflanzen stehenden Organismen findet eine Loslösung einzelner Zellen zum Zwecke der Vermehrung statt, und auch hier nur selten und bei den relativ am tiefsten stehenden Formen. Aber schon bei den Moosen, und von hier an bis zu den höchsten Pflanzen, kann die einzelne Zelle nur unter Mitwirkung des mütterlichen Organismus die Anlage zu einem neuen Pflanzenindividuum bilden.

Welche Beziehung besteht nun zwischen einer gewöhnlichen, zur Adventivbildung geeigneten Vegetationszelle und einer Vermehrungszelle? Verstehen wir unter Vermehrungszellen alle jene Zellen einer Geschlechtspflanze, welche auf ungeschlechtlichem Wege die Anlage eines Pflanzenindividuums zu bilden vermögen, so müssen wir mit Rücksicht auf die vorgebrachten Einzelnfälle zwei Kategorien derselben unterscheiden. Erstens solche, welche wie die Keimkörnchen der Moose ein Aequivalent der Sporen sind, nämlich zunächst einen Vorkeim hervorbringen, und zweitens die secundären Embryonalzellen, welche ein Aequivalent der befruchteten Eizelle sind. So weit ich es übersehe, werden wohl alle Arten von »Vermehrungszellen« in diese beiden Kategorien zu bringen sein, wobei allerdings das Wort Spore in seiner weiteren Bedeutung zu nehmen ist.

Die Vermehrungszelle wird sich aber in ihren beiden Formen von der Vegetationszelle dadurch unterscheiden, dass sie weitaus mehr Keimplasma als diese führt.[1]) Die Vermehrungszelle eines Mooses muss aber so viel Keimplasma enthalten und von derselben Qualität wie eine Spore. Die secundäre Embryonalzelle hingegen wird, wie oben schon gesagt wurde, so viel Keimplasma als die befruchtete Eizelle führen, und zwar ein Keimplasma, welches qualitativ mit jenem der befruchteten Eizelle übereinstimmt.

Da die Brutzellen der Moose unmittelbar zu Protonema auskeimen, so sind sie Vermehrungszellen. Aber die Randzellen eines

[1]) In jenen Fällen, in welchen durch »Vollzellbildung« die Umwandlung einer Vegetationszelle in eine Fortpflanzungszelle (z. B. bei *Vaucheria* in eine Schwärmspore) stattfindet, tritt offenbar eine Vermehrung des Keimplasma ein; ob durch Zufuhr aus benachbarten Zellen oder durch in der Zelle selbst erfolgende Umgestaltungen, bleibt allerdings dahingestellt.

Mooses, welche nur im Verbande mit dem Mutterorganismus ein Protonema zu bilden vermögen, sind noch keine Vermehrungszellen. Offenbar erst unter der Mitwirkung der benachbarten Zellen im Gewebe sammelt sich in diesen Zellen erst nach und nach so viel Keimplasma, dass die Entwicklung eines Vorkeimes möglich wird. Trennt man die einzelnen Randzellen los und bringt man sie auch unter die günstigsten Ernährungsbedingungen, so treten in ihnen keine Theilungen ein, sie gehen vielmehr zu Grunde. Hingegen verwandeln sie sich im normalen organischen Verbande alsbald in Vermehrungszellen.

Bei den Phanerogamen ist aber der Weg von der Vegetationszelle zur secundären Embryonalzelle ein viel längerer. Es existiren in dieser Beziehung vielfache graduelle Unterschiede. Ein abgeschnittener Weidenstamm muss einen mächtigen Callus hervorbringen, damit die Entstehung von secundären Embryonalzellen möglich wird. Bei der Löwenzahnwurzel ist hingegen der zur adventiven Bildung erforderliche Callus viel schwächer entwickelt, doch immerhin noch stark im Vergleiche zu dem geringen Callusgewebe, in dessen Innerem die Adventivsprosse der Kartoffel entstehen. An den Blättern der *Cardamine* wird, wie die Untersuchungen A. Hansen's lehrten, gar kein Callus gebildet, aber es müssen in den betreffenden Blattzellen mehrfache Theilungen stattfinden, ehe die Anlage adventiver Sprosse möglich ist.

Es ist offenbar in den Vegetationszellen der Phanerogamen viel zu wenig Keimplasma vorhanden, als dass sie direct zu secundären Embryonalzellen werden könnten. Es muss vielmehr ein mehr oder minder reichlicher Zelltheilungsprocess erst eine locale Vermehrung des Protoplasma überhaupt und damit eine Vermehrung des Keimplasma herbeiführen. Wird ein Callus gebildet, so sieht man zuerst an der Schnittwunde der Theilstücke ein Folgemeristem entstehen, welches sich unter Ausbildung einzelner protoplasmareicher Theilungszellen in ein Dauergewebe umwandelt. Diese sind nun erst die Ausgangspunkte der Adventivbildungen, sie sind dasjenige, was wir als secundäre Embryonalzellen bezeichnen.

Man sieht also, dass der Theilbarkeit der höheren Pflanzen dadurch eine Grenze gesetzt ist, dass in den Zellen der zur ungeschlechtlichen Vermehrung dienenden Organe (Blätter, Stengel, Wurzeln) zu wenig Keimplasma enthalten ist, als dass sie direct die Anlage einer neuen Pflanze zu bilden vermögen; es muss erst durch einen gewöhnlich in Folge von Verletzungen eingeleiteten Zelltheilungsprocess so viel Keimplasma geschaffen werden, als zur Anlage neuer Individuen erforderlich ist. Wenn auch dieses Keimplasma nur in einer oder nur in wenigen Zellen angesammelt wird, so ist doch je nach der Art der Pflanze ein mehr oder minder grosser Gewebecomplex zur Erzeugung neuer Individuen erforderlich.

Die Theilbarkeit der Pflanze erfährt aber auch noch aus einer anderen Ursache eine Einschränkung. Ist endlich unter Mitwirkung anderer Zellen die secundäre Embryonalzelle gebildet, so muss diese durch ein Gewebe ernährt werden. Denn gleich der befruchteten Eizelle ist auch die secundäre Embryonalzelle nicht befähigt, sich selbstständig, d. i. unabhängig von dem mütterlichen Organismus weiterzuentwickeln. Wie die erstere durch das Endosperm und wohl auch durch andere Gewebe der Samenknospe und überhaupt der Mutterpflanze genährt wird, so muss auch die secundäre Embryonalzelle einen Substanzzufluss von Seite jenes Organes erfahren, in dem sie entsteht, und es hat wohl in der Regel der Callus die Aufgabe, als Nährgewebe der Keimanlage zu dienen.

Wie schon oben erwähnt wurde, ist die zur Adventivbildung erforderliche Menge des Callus von der Art der Pflanze und dem betreffenden Pflanzentheile abhängig. Es kann in manchen Fällen die Callusbildung ganz unterbleiben (Blätter von *Cardamine*); es genügt ein schwach entwickeltes Meristem nicht nur zur Entstehung der secundären Embryonalzellen, sondern auch zu ihrer Entwicklung.

Aus dieser Betrachtung ist zu ersehen, dass die Theilbarkeit der höheren Pflanzen nicht bis zur einzelnen Zelle hinabreicht; es ist zur Anlage des Keimes zunächst ein Keim-

plasma erzeugendes Meristem und sodann ein Nährgewebe (Callus) erforderlich, welches aus ersterem hervorgeht. Da nun zur Hervorbringung dieser Gewebe mehr oder minder grosse Massen von Dauergewebe erforderlich sind, so ist ersichtlich, dass von der Menge dieser je nach der Pflanzenart verschiedenen Menge von lebendem Gewebe die Grösse und Ausbildung der Theilstücke, welche zur Vermehrung der Pflanze nothwendig sind, abhängig sein wird.[1])

Welche Umstände bewirken die Umwandlung der Vegetationszellen in Vermehrungszellen?

Unsere Kenntnisse über die inneren Vorgänge in der Zelle sind zu unvollkommen, als dass mit Aussicht auf Erfolg an die Lösung dieses schwierigen Problems herangetreten werden könnte. Wenn ich in Bezug auf diese Frage einige Bemerkungen vortrage, so bin ich mir der Unsicherheit mancher meiner Gründe wohl bewusst. Es kann sich in den folgenden Betrachtungen nur darum handeln, die uns so räthselhaft erscheinende Entstehung der secundären Embryonalzellen unserem Verständniss näher zu bringen.

Wir haben gesehen, dass die secundären Eizellen nicht unmittelbar aus vegetativen Dauerzellen hervorgehen, sondern erst dann, wenn mehr oder minder reichliche Theilungen stattgefunden haben, und es müssen oft Hunderte von Zellen gebildet werden, bis innerhalb des neu entstandenen Gewebes (Callus) die secundäre Embryonalzelle zur Ausbildung gelangt. Welche Ursachen begründen die Umwandlung der Dauerzellen in Folgemeristemzellen?

---

[1]) Die ausserordentlich kleine Menge von Protoplasma, welche in den Keimanlagen und in den reproductionsfähigen Geweben der echten nicht grünen Schmarotzerpflanzen (vgl. o. p. 93) enthalten ist, lässt auf ein relativ sehr kleines Quantum von Keimplasma schliessen, welches diesen Gewächsen mit auf den Weg gegeben wird und welches zu klein scheint, als dass sie damit zur eigenen Ausbildung das Auslangen treffen könnten. Vielleicht tritt bei diesen Pflanzen ein Zufluss von Keimplasma auch seitens der Wirthpflanze ein. Durch diese Annahme, welche ich mit aller Reserve ausspreche, wird die specifische Ausbildung und das Gebundensein eines Schmarotzers auf eine ganz bestimmte Wirthpflanze verständlicher als nach der herrschenden Meinung, derzufolge die gegenseitige Abhängigkeit der beiden Symbionten nur durch den Stoffwechsel unter blosser Intervention ungeformter Stoffe bedingt sein soll.

Dieses merkwürdige Zurückgehen der Dauerzellen auf die embryonale Stufe erklärt man gewöhnlich durch Annahme eines formativen Reizes, welcher durch die Continuitätstrennung hervorgerufen wird. Damit ist aber nichts erklärt. Ich will, um zu einer genaueren Erklärung zu gelangen, aus den vorliegenden Thatsachen die möglichen Ursachen der Erscheinung abzuleiten versuchen.

Durchschneidet man ein lebendes Organ, z. B. eine *Taraxacum*-Wurzel, so bewegen sich die plastischen Stoffe nach der Schnittseite hin, wie man aus der Entstehung des Callus entnehmen kann. Schneidet man die Wurzel oben ab, so bildet sich der Callus oben, schneidet man sie unten ab, so bildet er sich unten, schneidet man beiderseits ab, so entsteht er oben und unten, spaltet man der Länge nach, so entsteht, wie in allen anderen Fällen, auch hier der Callus an den Schnittflächen. Wie in dem normalen Organ, so bewegen sich auch in dem durchschnittenen die plastischen Stoffe nach allen Richtungen; der Unterschied besteht nur darin, dass bei dem letzteren sich eine Stauung der plastischen Stoffe an der Schnittfläche einstellt: die für den über der Schnittwunde gelegenen Organtheil bestimmten plastischen Stoffe können über die Schnittfläche nicht hinaus und kommen hier zur Verwendung, was sich in der Callusbildung zu erkennen gibt. Dass diese Unterbrechung des Stromes plastischer Stoffe der Neubildung das oft massenhaft nöthige Materiale zuführt, geht aus folgendem, in meinem Laboratorium ausgeführten Versuch hervor, der auf meine Veranlassung von Herrn Figdor ausgeführt wurde. An einer durchschnittenen, in feuchten Sand gesteckten weissen Rübe (*Brassica Rapa*) entsteht alsbald ein starker Callus. Verbindet man die Hälften einer frisch durchschnittenen weissen Rübe sofort wieder und sorgt man für dichten Verschluss an dem Wundrande, so kommt es auch zu einer Callusbildung, die aber nur ganz schwach ist und aus 3—5 Zellschichten besteht. Die neu gebildeten Zellen verwachsen mit einander, und wie die organische Verbindung der Theile wieder hergestellt ist, also keine Stauung der plastischen Stoffe mehr eintritt, unterbleibt auch die weitere Callusbildung. Dadurch ist die Zufuhr der plastischen, zur Erzeugung des Callus erforderlichen

Stoffe vollständig erklärt, es ist aber nicht erklärt, warum die Dauerzellen auf die embryonale Stufe zurückkehren, mit anderen Worten, warum dieselben wieder Meristemzellen werden.

Da nun die Continuitätstrennung als solche die Entstehung der Meristemzellen nicht zu erklären vermag, so muss man sich nach anderen diese Trennung begleitenden Erscheinungen umsehen, um zu prüfen, ob dieselben nicht mit mehr Glück zur Erklärung herangezogen werden können. Diese Erscheinungen reduciren sich, so weit ich es zu überblicken vermag, auf die Folgen der bei der Continuitätstrennung stattfindenden Verwundung.

Durchschneidet man ein Organ, welches erwiesenermassen nach der Verwundung einer adventiven Neubildung zugänglich ist, so sieht man nach einiger Zeit die angeschnittenen Zellen verschwinden, noch bevor die Neubildung der Zellen begonnen hat, oder auch anscheinend gleichzeitig mit dieser. Es tritt eine Resorption der verletzten Zellen ein, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Producte dieser Zellen in den Stoffwechsel der überlebenden Gewebe eintreten. Besonders deutlich wird das Verschwinden der verletzten Zellen dort, wo durchschnittene, aber dicht aneinander liegende Gewebe zum Verwachsen sich anschicken, z. B. beim Pfropfen und (nach in einem Laboratorium von Herrn W. Figdor[1]) angestellten Beobachtungen) beim Verwachsen von durchschnittenen knollen- oder rübenförmigen Wurzeln und Stämmen: es verschwinden die durchschnittenen Gewebe vollständig, und nun erst beginnt die Verwachsung der inzwischen durch Theilung neu entstandenen und sich vermehrenden Zellen. Diese Thatsache erweckt den Gedanken, die aus den verletzten Zellen hervorgehenden, in die benachbarten überlebenden Gewebe übertretenden Stoffe als die Ursache der Umwandlung der Dauerzellen in Folgemeristemzellen zn betrachten.

Ich will die Richtigkeit dieser meiner Aufstellung nicht behaupten, wenngleich mir die Auffindung eines anderen ursächlichen Momentes

[1]) Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. der kaiserl. Akademie der Wissensch. Bd. 100. I. Abth. (1891).

kaum möglich erscheint, und will hier nur noch versuchen, die thatsächliche Unterlage meiner Ansicht zu verstärken.

Ich betrachte es nicht als etwas Zufälliges, dass die adventiven Anlagen, die also zunächst auf die Entstehung von Folgemeristemen zurückzuführen sind, in der Regel nach Verletzungen auftreten, welche der betreffende Pflanzentheil erfuhr. Da alle nicht allzutief in den Organismus eingreifenden Verletzungen entweder blos zur Entstehung adventiver Gewebe (Wundkork, Wundholz, unfruchtbarer, d. i. keine Sprosse oder Wurzeln erzeugender Callus etc.) oder adventiver Organe führen, da ferner die Entstehung adventiver Gewebe (z. B. Periderm als Ersatz der absterbenden primären Oberhaut) und adventiver Organe in Folge partiellen Absterbens von Geweben oder Organen eintritt, so darf man annehmen, dass nicht nur zwischen den Verletzungen, sondern, allgemein gesagt, zwischen dem Absterben bestimmter Theile und der Neubildung von Geweben, beziehungsweise Organen ein ursächlicher Zusammenhang bestehe.

Den schon angeführten Beispielen über den Zusammenhaug zwischen Verletzungen und natürlichem Absterben bestimmter Theile und der adventiven Reproduction will ich noch einige andere beifügen. Es bewurzeln sich in den Boden hinabgebogene Zweige zahlreicher Holzgewächse rascher, leichter und in einigen Fällen überhaupt erst, nachdem sie durch Bruch, Knickung und dergleichen Operationen verletzt wurden. Blätter bilden leichter Adventivknospen, wenn sie verletzt wurden (z. B. *Begonia Rex*, wenn die Blattrippen angeschnitten werden). Holzgewächse bilden nur kurz nach der der Verletzung folgenden Vernarbung Adventivsprosse; später, nämlich von der zweiten der Verletzung folgenden Vegetationsperiode an, erzeugt der Ueberwallungsring nur Holz- und Rindenelemente, nicht aber Sprosse. Ich habe vor Jahren viele Beobachtungen in dieser Richtung angestellt, aber niemals eine gegentheilige Wahrnehmung gemacht. An dem thallusartigen Stamme der *Marchantia polymorpha* entstehen an den rückwärts absterbenden Theilen vom Rande der überlebenden Stücke aus Adventivsprosse etc. Andere zum Theile

eclatantere hierhergehörige Beispiele werden später in anderem Zusammenhange noch vorgeführt werden.

Welcher Art die in dem absterbenden Gewebe gebildeten, in die überlebenden übergehenden Stoffe sind, die, um eines oft gebrauchten Ausdruckes mich zu bedienen, den zur Neubildung führenden formativen Reiz ausüben, bleibt vorläufig unentschieden. Es sind in dieser Beziehung zwei Möglichkeiten vorhanden: es tritt entweder todte oder lebende Substanz in die überlebenden Gewebe über. Im ersteren Falle würden also bestimmte chemische Individuen, im letzteren organisirte, also protoplasmatische Substanzen den formativen Reiz ausüben.

Man hat die durch stoffliche Einwirkung hervorgebrachten Formbildungen durchwegs auf die Thätigkeit von ungeformten Substanzen zurückgeführt. Auch die Befruchtung der Eizelle der angiospermen Pflanzen wurde fast bis in die jüngste Zeit in dieser Weise gedeutet, da man, von einigen noch nicht ganz geklärten Fällen abgesehen, aus dem Pollenschlauch keine Spermatozoiden oder anderweitige Protoplasmagebilde in die Eizelle übertreten sah. Da aber sonst überall die Befruchtung durch Gameten vor sich geht, so hat man die ältere Ansicht, der zufolge die Befruchtung dieser Gewächse nichts anderes als ein durch den Pollenschlauch vermittelter Diffusionsprocess wäre, aufgegeben, und nimmt jetzt an, dass auch hier die Befruchtung durch organisirte, vom Pollenschlauch in die Eizelle übertretende Substanz, also durch Gameten von ausserordentlicher Kleinheit vollzogen werde.

Es scheint mir berechtigt, nicht nur in diesem Falle, sondern überall dort, wo durch stoffliche Einwirkung eine specifische Umgestaltung, sei es eines Organismus, sei es eines Organs, hervorgerufen wird, das Eingreifen einer lebenden, also geformten, organisirten Substanz anzunehmen.[1]) Ich halte beispielsweise die Bildung der Pflanzengallen nicht, wie heute allgemein geglaubt wird, für einen durch blos chemisch wirkende, ungeformte Substanzen hervorgebrachten, sondern für einen durch Vermittlung lebender Substanz vollzogenen

---

[1]) Vergl. die Anmerkung auf pag. 100.

Organisationsprocess. Ich kann für die Richtigkeit dieser Ansicht ebensowenig einen bestimmten Beweis erbringen, als Diejenigen, welche die Befruchtung der monocotylen und dicotylen Gewächse auf die Mitwirkung von Gameten zurückführen, denn weder hier noch dort sieht man thatsächlich Substanz, geschweige denn geformte Substanz übertreten.

Da aber die Gallenbildung in jedem einzelnen Falle einen ganz constanten specifischen Charakter an sich trägt, indem jede Gallenart, durch ein bestimmtes Insect an einem bestimmten Organe einer bestimmten Pflanze hervorgerufen, einen so eigenartigen, relativ umwandelbaren Charakter an sich trägt, wie eine organische Species, so kann ich mich nicht überreden, dass eine minimale Quantität eines chemischen Individuums oder eines blossen Stoffgemenges diese merkwürdige Wirkung ausüben sollte, neige vielmehr zu der Ansicht, dass entweder lebende Theile des in dem angestochenen Pflanzentheile deponirten Eies oder andere organisirte Substanzen, welche gleichzeitig mit dem Ei von dem betreffenden Insect abgeschieden werden, die Ursachen der Gallenbildung sind; kurzum ich nehme an, dass Keimplasma aus dem Insect in die gallenbildende Pflanze eindringt und hier eine bis jetzt nicht beachtete symbiotische Anlage bewirkt.[1])

Angesichts dieser Verhältnisse ist es erlaubt, die Frage — auf deren Beantwortung ich aber nicht einzutreten wage — aufzuwerfen, ob der formative Reiz, welcher bei der Verletzung der Pflanzentheile ausgeübt wird und zu adventiven Bildungen führt, von Stoffen, etwa Zersetzungsproducten der verletzten Zellen, oder von lebender Substanz

---

[1]) In einer gedankenreichen Schrift, welche jüngsthin von Billroth veröffentlicht wurde (»Ueber die Einwirkung lebender Pflanzen- und Thierzellen aufeinander«, Wien, Hölder 1890), wird auch die Gallenbildung discutirt. Es wird der Nachweis geführt, dass die Wirkung der gallenerzeugenden Insecten auf das Substrat eine ganz specifische, und zwar specifisch-chemische sei (l. c., pag. 38). Da der Autor aber (pag. 41) sagt, »dass die Producte von thierischen Zellen in gleicher Weise einen besonderen (specifischen) formativen Reiz auf die Pflanzenzellen auszuüben im Stande sind, wie die Pflanzenzellen (Coccen, Bakterien) auf thierische Zellen«, so dürfte ihm wohl der Gedanke vorgeschwebt haben, dass die Gallenbildung auf der Mitwirkung lebender (thierischer) Substanz auf die Pflanzen beruhe.

herrührt, welche aus diesen Zellen in die überlebenden Gewebe geleitet wird. —

Es wird gewöhnlich angenommen, dass die Entwicklung der phanerogamen Pflanze aus dem Samen der normale Vorgang sei und adventive Bildungen nur als Ersatz jener Organe anzusehen seien, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen sich aus dem Keime successive hervorgebildet haben, aber auf natürliche oder künstliche Weise verloren gegangen sind.

Nun lehrt aber schon die Erscheinung der Apogamie, dass selbst manche phanerogame Pflanzen nur auf die ungeschlechtliche Vermehrung angewiesen sind, also nur, gleich den niedrigsten Pilzen und Algen, durch Theilung ihresgleichen hervorbringen, nämlich durch Abtrennung von Knospen oder ähnlichen Organen asexueller Vermehrung.

Auf diese Erscheinung wollte ich nur vorübergehend hinweisen, um zu betonen, welche grosse Bedeutung die Theilung — als ausschliessliche Vermehrungsart — selbst für manche hochorganisirte Pflanze hat. Zweck der folgenden Zeilen ist, zu zeigen, dass bei manchen phanerogamen Pflanzen Adventivbildungen in den normalen Entwicklungskreis eintreten. Die Beispiele, welche ich anführen werde, sind jedem Botaniker bekannt, aber dieselben haben bisher nicht jene Deutung gefunden, welche ich ihnen zu geben versuchen will. Die folgenden Fälle sind von allen zur Apogamie gehörigen schon dadurch verschieden, dass von den betreffenden Pflanzen keimfähige Samen gebildet werden, welche zum Entwicklungskreis dieser Pflanze ebenso gehören, wie gewisse Adventivbildungen.

Der erste Fall betrifft *Streptocarpus* (*Didymocarpus*). Die Entwicklung dieser Gesneracee (Cyrtandree) ist durch die Untersuchungen von Kabsch und Hielscher hinlänglich aufgeklärt und bekannt geworden.[1]) Der Embryo besitzt zwei gleiche kleine Cotyledonen, der Stamm ist durch die hypocotyle Axe repräsentirt, eine primäre Endknospe kommt nicht vor, desgleichen fehlt die primäre Wurzelanlage. Aus diesem Keime entwickelt sich die blühende und

[1]) Cohn's Beiträge zur Biologie. Bd. III. Breslau 1883.

fruchtende Pflanze nur durch adventive Bildungen. Der eine der beiden Cotyledonen bleibt im Wachsthum zurück und stirbt ab, während der zweite sich ausserordentlich stark entwickelt und zum Vegetationsorgan der Pflanze wird. Am Hypocotyl entstehen Adventivwurzeln, desgleichen an dem Blattstiele des laubartig gewordenen Cotyledons. Die primäre Axe stirbt ganz ab; es stirbt ferner der obere Theil des Blattes ab und nun gehen adventiv aus dem Blattstiele die Blüthenknospen hervor, welche schliesslich Fruchtstände mit keimfähigen Samen erzeugen.

Dieser merkwürdige Entwicklungsmodus ist für unsere Betrachtung in zweierlei Weise lehrreich, erstlich weil das Eintreten der Adventivbildungen dem Absterben bestimmter Organe folgt, und zweitens, weil er die Nothwendigkeit der Adventivbildung für den Entwicklungsgang von *Streptocarpus* in unwiderleglicher Weise bezeugt.

Der Vergleich der Entwicklung von *Streptocarpus* mit den ausgesprochensten Fällen des Generationswechsels führt mich zu der Vielen auf den ersten Blick vielleicht befremdlich vorkommenden Auffassung, auch in dem vorgeführten Entwicklungsprocesse einen Specialfall des Generationswechsels zu erblicken.

Befremdlich kann aber meine Auffassung nur erscheinen, wenn man den Generationswechsel einseitig morphologisch auffasst, als eine Folge typischer morphologischer, zu einer Species gehöriger Formen. Betrachtet man aber den Generationswechsel vom physiologischen Standpunkte aus als einen Vorgang, in welchem das zur normalen Entwicklung erforderliche Keimplasma sich nicht gleichmässig bildet und schliesslich in den Geschlechtszellen sammelt, sondern in getrennten Abschnitten, derart dass im Laufe der Entwicklung zwei oder mehrere Zellen auftreten, von welchen jede einen Theil der Entwicklung des Artindividuums einleitet, so mus man die Entwicklung von *Streptocarpus* als einen Fall von Generationswechsel ansehen. Derselbe gliedert sich bei dieser Pflanze folgendermassen: Aus dem Samen geht die ungeschlechtliche Generation hervor. Diese besteht im einfachsten Falle *(Strept. polyanthus)* nur aus einem adventiv

bewurzelten Blatte. Aus diesem entsteht adventiv die Geschlechtsgeneration, welche mit der Bildung keimfähiger Samen abschliesst.

Der hier kurz geschilderte Generationswechsel hat, wie man sieht, dieselbe grosse physiologische Bedeutung, wie etwa der Generationswechsel der Farne. Es ist dies der erste Fall eines Generationswechsels einer phanerogamen Pflanze, dem eine wichtige Function im Lebenslaufe des betreffenden Organismus zufällt. Hingegen ist das Rudiment eines Prothalliums, welches im Embryosacke der Phanerogamen entsteht, und welches, mit functionirenden Prothallien verglichen, auf einen im Verschwinden begriffenen Generationswechsel hinweist, ein Gebilde, welchem keine oder blos eine ganz untergeordnete physiologische Function zufällt.

Der hier geschilderte Fall von Generationswechsel steht unter den Phanerogamen nicht vereinzelt da. Aus Beobachtungen, welche von Irmisch[1]) angestellt wurden, folgere ich einige andere derartige Fälle.

Der genannte Forscher zeigte, dass sowohl einjährige Linarien (*Linaria arvensis*, *triphylla* etc.) als zweijährige (*L. vulgaris*) nur aus Adventivknospen, welche aus dem Hypocotyl entstehen, Blüthensprosse hervorbringen. Beispielsweise erzeugt *L. vulgaris* im ersten Jahre nur ein mehrere Centimeter hohes blüthenloses Pflänzchen, dessen oberer Theil verkümmert, während im unteren Stengeltheile (Hypocotyl) noch im ersten Jahre Adventivknospen entstehen, aus welchen sich im nächsten Jahre Blüthentriebe hervorbilden, welche keimfähige Samen erzeugen.

Auch hier kommt nach meiner Auffassung ein zweigliedriger Generationswechsel vor. Jede der beiden Generationen beginnt mit einer Fortpflanzungszelle: die ungeschlechtliche mit der befruchteten Eizelle, die geschlechtliche mit einer ungeschlechtlich entstandenen Folgemeristemzelle (secundäre Embryonalzelle), aus welcher schliesslich der adventive Blüthenspross hervorgeht.

Die Theilungsfähigkeit der höchst entwickelten Pflanzen (Phanerogamen) ist, wie wir gesehen haben, je nach der Species in sehr

[1]) Botan. Zeitung 1857, pag. 467 ff.

verschiedenem Grade ausgebildet, reicht aber, wie die auf *Orobanche* bezugnehmenden Beobachtungen lehren (pag. 93), factisch bis auf eine kleine Gruppe gleichartig erscheinender Zellen hinab, welche, von dem mütterlichen Organismus losgelöst, die ganze Pflanze zu reproduciren vermag. Bei den niedersten Muscineen reicht die organische Theilbarkeit im äussersten Falle sogar bis zur Einzelnzelle hinab.

Bei den Thallophyten ist der letzte Theilkörper des Organismus in der Regel die einzelne Zelle. Damit ist aber in extremen Fällen innerhalb dieser untersten Reihen des Gewächsreiches die äusserste Grenze noch nicht erreicht. Diejenigen Thallophyten nämlich, welche nur aus einzelnen, aber riesengrossen Zellen (Coeloblasten) bestehen, lassen noch eine über die Einzelnzelle hinausgehende Theilung zu. Die Coeloblasten sind entweder wie eine höher organisirte Pflanze in Blatt, Stamm und Wurzel gegliedert (*Caulerpa*), oder sie bilden nur mehr oder minder verzweigte Schläuche (*Vaucheria*). Die ersten Beobachtungen über die Theilbarkeit dieser Coeloblasten stellte Hanstein an.[1]) Er zerschnitt Vaucheriaschläuche und sah fast jedes Theilstück sich individualisiren und zu einem neuen Schlauche weiterentwickeln Jüngsthin gelang es, Stücke von Caulerpen zur Weiterentwicklung zu bringen; losgetrennte »Blätter« (nämlich blattartige Zellstücke) »bewurzelten« sich, indem sie jene wurzelartigen Zelltheile hervorbrachten, welche den Caulerpen zur Befestigung am Meeresgrunde dienen. Die zu einem Caulerpapflänzchen sich individualisirenden Theilstücke entwickeln sich weiter.[2])

Stahl hat sogar die aus Vaucheriaschläuchen hervorgepressten Protoplasmatropfen durch Umhüllung mit einer Zellmembran zu entwicklungsfähigen Zellen sich individualisiren gesehen.[3]) Dieses Experiment wurde später von Haberlandt wiederholt, wobei gefunden

---

[1]) Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas (Hanstein's Botanische Abhandlungen. IV., 2. Bonn 1880.)

[2]) Wakker J. H., Verslagen en Mededeelingen der Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Afd. Natuurkunde, Reeks III, II. Deel, pag. 251 ff. Botan. Centralbl. Bd. XXXIII (1888), pag. 163.

[3]) Siehe hierüber Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882, pag. 884.

wurde, dass nur jene aus den Vaucheriaschläuchen austretenden Protoplasmaballen lebens- und entwicklungsfähig bleiben, welche mindestens einen Zellkern umschliessen.[1])

Auch auf natürlichem Wege kann sich innerhalb eines Coeloblasten eine zur Vermehrung führende Theilung des Protoplasmas vollziehen. Es wurde diese Thatsache von Schmitz an zu den Siphonocladiaceen gehörigen Algen (*Valonia*, *Siphonocladus*) constatirt und von dem genannten Forscher bereits ausdrücklich hervorgehoben, dass nur solche Protoplasmatheile, welche Kerne enthalten, sich zu selbstständigen Zellen weiterentwickeln, hingegen die kernfreien Partien zu Grunde gehen.[2])

Die Coeloblasten unterscheiden sich durch einige Besonderheiten von den gewöhnlichen Zellen, vor Allem durch ihre exorbitanten Dimensionen, ferner durch ihre Vielkernigkeit, welche zuerst von Schmitz mit aller Sicherheit constatirt wurde. Nach unseren bisherigen Erfahrungen können wir nur bei jenen Pflanzenzellen eine zur Regeneration der Pflanze führende Theilung vornehmen, welche vielkernig sind. Es zeigen also die Coeloblasten bezüglich ihrer organischen Theilbarkeit ein anderes Verhalten als die gewöhnlichen Pflanzenzellen; sie verhalten sich bei der Theilung nicht wie eine gewöhnliche Pflanzenzelle, welche, soweit unsere Erfahrungen reichen, zur Vermehrung durch künstliche Theilung nicht herangezogen werden kann, sondern wie ein Pflanzenstock. Freilich lassen sich die Coeloblasten auch als Organismen auffassen, die gewissermassen einem Pflanzenstocke gleichkommen, nämlich aus so vielen selbstständig fortpflanzungsfähigen Zellen zusammengesetzt sind, als sie Kerne enthalten, wie im Schlusscapitel noch näher dargelegt werden wird.

Im Thierreiche beherrscht die Theilbarkeit und damit die ungeschlechtliche Vermehrung ein viel kleineres Terrain als im Pflanzenreiche, und es lassen sich in diesem Betrachte fast nur die Polypen

[1]) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns. Jena 1887, pag. 90.

[2]) Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift der naturforsch. Gesellschaft zu Halle 1879, pag. 305.

und die von diesen abwärts reichenden thierischen Organismen mit den pflanzlichen vergleichen, welch' letztere bis zu ihren höchsten Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unterworfen sind und, wie wir gesehen haben, einige Repräsentanten aufzuweisen haben, welche in Folge von Zeugungsverlust nur ungeschlechtlich sich vermehren.

Das Theilungsvermögen der Thiere ist in den Hauptzügen bekannt. Ich werde dessen hier nur so weit gedenken, als in dieser Hinsicht zu einer Parallele zwischen Pflanze und Thier erforderlich scheint.

Wenn von dem merkwürdigen Verhalten der Würmer, sich durch Querabschnitte vermehren zu lassen, abgesehen wird, erlischt die Eignung, durch irgend eine Form der Theilung sich ungeschlechtlich fortpzuflanzen, in der Stufenleiter des Thierreiches schon mit den Coelenteraten, deren Aehnlichkeit mit den höheren Pflanzen sich in zweierlei Weise ausspricht: sie neigen gleich diesen zur Bildung von Stöcken und vermehren sich wie diese sowohl auf geschlechtliche als auch auf ungeschlechtliche Weise.

Auf unterster Stufe des Thierreiches spielt die Theilbarkeit genau dieselbe Rolle wie im Pflanzenreiche: die Protozoën vermehren sich durch Theilung, und wie bei den Pilzen und Algen, finden wir auch bei den Protozoën bereits die Anfänge geschlechtlicher Differenzirung, welche hier wie dort mit der Copulation gleichartiger Gameten beginnt.

Wie bei den Pflanzen, so bereitet sich auch bei den Thieren schon auf niederster Stufe die Stockbildung vor, indem unvollständige Theilungen in beiden Reichen zur Entstehung von lebenden Individuencomplexen führen, welche zumeist einer Theilung zugänglich, neue Individuen und neue Thier- beziehungsweise Pflanzenstöcke hervorbringen können.

Diese Stockbildung kommt im Pflanzenreiche bis zu den höchsten Formen hinauf vor, während sie im Thierreiche schon bei den Coelenteraten (Polypen, Spongien) ihr Ende findet. In beiden Fällen sind es »Knospen«, welche, ohne sich abzutrennen, neue Indi-

viduen erzeugen. Im Thierreiche sind die »Knospen« in der Regel Bildungen, die ausser Beziehung zum Leben des mütterlichen Organismus stehen. Bei Pflanzen sind aber die »Knospen« in der Regel nichts anderes als unentwickelte Individuen, die am Stocke höherer Pflanzen zu belaubten und blühenden Sprossen werden, von ihm auf natürliche oder künstliche Weise abgetrennt, zu neuen »Pflanzen« sich umbilden. Aber besonders auf niederer Stufe kommen auch im Pflanzenreiche »Knospen« vor, die nun der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen.

Auch die der ungeschlechtlichen Vermehrung dienenden »Keimkörper« der Thiere haben in endogen entstehenden Sporen der Pflanzen (Endogonidien) ihre Analoga.

Die bekannte Theilbarkeit der Polypen und Würmer ist im Wesentlichen mit der oben ausführlich geschilderten Theilbarkeit der höheren Pflanzen zu vergleichen. Denn wie eine geköpfte Wurzel des Löwenzahns (*Taraxacum*) am Kopfende Sprosse hervorbringt und sich wieder zu einer normalen Pflanze individualisirt, oder Stammabschnitte von Pappeln und Weiden am Kopfende Laubsprosse, am Fussende Wurzeln erzeugen, so lassen sich bekanntlich Polypen und Würmer durch Körperabschnitte vermehren. Regel ist, dass jeder Abschnitt die ursprüngliche Polarität beibehält und dementsprechend sich zum normalen Thier oder Thierstock wieder individualisirt.[1])

Während die Fähigkeit der Thiere, im ausgebildeten Zustande durch Theilung sich vermehren zu lassen, schon auf tiefer Stufe vollkommen erlischt, scheinen viel höher organisirte Thiere in ihren ersten Entwicklungsstadien noch einer Theilung fähig zu sein.

---

[1]) Ich habe bei Cultur im Lichte aus beiderseits abgeschnittenen *Taraxacum*-Wurzeln Regenerationsformen erhalten, welche zeigen, dass die Polarität der Organe auch aufgehoben werden kann. Es entwickeln sich nämlich an solchen Wurzelabschnitten unter günstigen Vegetationsbedingungen und wenn die Wurzelstücke sehr gross waren, manchmal sowohl am Kopf- als am Fussende Laubsprosse. Auch Bonnet fand bei seinen bekannten, mit Würmern angestellten Theilungsversuchen hin und wieder eine Aufhebung der Polarität, indem beispielsweise an einem Querabschnitt eines Wurmes sich aus jeder der beiden Schnittflächen ein neuer Schwanz entwickelte. Ich weiss nicht, ob die Bonnet'schen Versuche später mit demselben Erfolge wiederholt wurden.

Ich beziehe mich hiebei auf die merkwürdigen Beobachtungen, welche Roux[1]) an Froscheiern anstellte. Wenn nämlich an einem befruchteten Froschei gleich nach Eintritt der ersten Furchung mittelst einer heissen Nadel eine der Hälften abgetragen oder sehr stark verletzt wird, so entwickelt sich die andere, intact gebliebene zu einem halben Embryo. Auch nach der zweiten Furchung gehen nach passend angebrachten Operationen halbe Embryonen aus den intacten Resten hervor, so dass es also gelingt, normal gestaltete halbe Embryonen zu erzielen, die entweder einem halben rechten oder linken Thiere, oder einer vorderen oder hinteren Hälfte eines sonst ganz normal ausgebildeten Embryo entsprechen. Bald aber tritt eine Ergänzung dieser halben Embryonen ein und es entstehen so durch Postgeneration, wie sich Roux ausdrückt, vollständige Thiere.

Wie weit nach oben, über die Batrachier hinaus, eine solche Postgeneration des gefurchten Eies reicht, ist nicht bekannt; wie dem auch sei, zwischen Pflanzen und Thieren besteht in Betreff der Theilbarkeit des ausgebildeten Organismus ein grosser Unterschied, indem diese Fähigkeit allen Pflanzen zukömmt, hingegen im Thierreiche wohl auch bei den primitivsten Formen beginnt, aber schon auf niederer Stufe ihr Ende erreicht, während der zelligen Anlage auch schon hoch organisirter Thiere noch die Eignung zur künstlichen Theilung, wenigstens in einzelnen Fällen, innewohnt. In dieser Beziehung erscheint also der thierische Organismus dem pflanzlichen wieder genähert.

In einem die Theilbarkeit betreffenden Punkte stimmen aber Thiere und Pflanzen wieder vollkommen überein, nämlich darin, dass die Organbildung durchaus auf Theilung der Zellen beruht, und dass von der Zelle abwärts alle sichtlichen Neubildungen des lebenden Organismus durch Theilung entstehen.

[1]) Roux, Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung der ersten Furchungskugel, sowie über Postgeneration der fehlenden Körperhälfte. »Virchow's Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie« Bd. 114 (1888).

Diesen sowohl für meine Theorie der Elementarstructur als auch für die des Wachsthums höchst wichtigen Gegenstand werde ich nun, vorzugsweise mit Rücksicht auf die Pflanze, eingehend zu erörtern haben.

Es wird sich dabei hauptsächlich um die Beantwortung der Frage handeln: Wie weit reicht das Theilungsvermögen der lebenden Substanz im Gebiete der Zelle?

Es scheint mir zum Zwecke der Beantwortung dieser Frage wichtig, an einige Thatsachen aus der Geschichte der Zellenlehre zu erinnern. Es hat lange fortgesetzter Forschungen bedurft, um zur Erkenntniss zu gelangen, dass Zellen nur aus Zellen und aus diesen nur durch Theilung entstehen können. Als Rest aus älterer Zeit erhielt sich lange in der Botanik der Begriff der »freien Zellbildung« neben dem der Zelltheilung. Welche Wandlungen die Auffassung dieser »freien Zellbildung« im Laufe der Zeit erfuhr, ist jedem Fachmanne bekannt. Heute ist von der »freien Zellbildung« nichts übriggeblieben als der Name für eine allerdings eigenthümliche Form der Zelltheilung. Wir verstehen nämlich unter freier Zellbildung jenen Vorgang, bei welchem das Protoplasma einer Zelle nach vorhergegangener Zweitheilung der Kerne sich in so viele Theile gliedert, als Kerne gebildet wurden, wobei jede auf diese Weise neu entstandene Zelle den Charakter einer Primordialzelle an sich trägt, also hautlos ist. Später bildet jede Tochterzelle gewöhnlich eine Haut aus. Die bei diesem Vorgange entstandenen Zellen bleiben entweder unverbunden (Ascosporen) oder bilden ein Gewebe (Endosperm). Wie man sieht, ist ein wesentlicher Unterschied zwischen freier Zellbildung und Zelltheilung nicht mehr vorhanden; die erstere ist nur ein Specialfall der letzteren. Auch die lange strittige Frage des Entstehens der Zellkerne ist nunmehr mit Bestimmtheit dahin beantwortet worden, dass Kerne nur aus Kernen und aus diesen nur durch Theilung hervorgehen. Bezüglich des thierischen Organismus wurde dieser wichtige Nachweis von Flemming geliefert und nicht lange darauf gelang es Schmitz, Strasburger und de Bary, alle jene Fälle von Kernbildung im Pflanzenreiche, welche man früher auf Grund

unvollkommener Beobachtungen als spontane Differenzirungen des Protoplasmas betrachtete, als Theilungsvorgänge zu erweisen.

Als man im ganzen Bereiche der Organismen die Entstehung von Zelle und Kern auf Theilung beruhend erkannte, klärte sich vielfach auch die Entstehungsgeschichte der organisirten Inhaltskörper der Pflanzenzelle, vor Allem der so verbreiteten und in physiologischer Beziehung so wichtigen Chlorophyllkörner.

Bis dahin fasste man die Entstehung dieser lebenden Individualitäten der Zelle ähnlich so wie vorher die Bildung des Zellkerns auf; man nahm nämlich an, dass sie durch Theilung entstehen können, aber auch aus dem allgemeinen Protoplasma sich zu differenziren vermögen. Und gerade eine spontane Hervorbildung aus dem Plasma nahm man als den gewöhnlichsten Fall an.

Nachdem Nägeli schon vor vielen Jahren bei den Algen ein Entstehen von Chlorophyllkörnern durch Theilung aus ihresgleichen constatirt hatte, ist es durch die sorgfältigen Beobachtungen von Kny (an den Blättern von *Elodea canadensis*) und von Mikosch (an den Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*) gelungen, auch bei den höchsten Pflanzen die Entstehung von Chlorophyllkörnern aus Chlorophyllkörnern durch Theilung über jeden Zweifel zu erheben. In vielen Fällen war man aber über die Entstehung dieser Gebilde noch immer völlig im Unklaren.

Wie in zahlreichen anderen wichtigen und schwierigen, die Pflanzenzelle betreffenden Fragen hat auch hier Schmitz die Bahn gebrochen. Es gelang ihm, zunächst für die Algen den sicheren Nachweis zu liefern, dass nicht nur die Chlorophyllkörner, sondern alle lebenden, individualisirten Farbstoffträger der Pflanzenzellen, also alle jene Gebilde, welche wir nach dem Vorschlage dieses Forschers als Chromatophoren bezeichnen, durch Theilung entstehen. Diese wichtige Entdeckung hat Schmitz[1]) in folgenden Worten ausgedrückt: »Ausser dieser Vermehrung durch Theilung findet eine Vermehrung der Chromatophoren in den Zellen der Algen nirgends und in

[1]) Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882, p. 205—206.

keiner Weise statt. Dieser Satz stellt sich in directen Widerspruch mit den bisherigen Angaben der Lehrbücher über die Vermehrung der Chlorophyllkörner, wonach dieselben vielmehr in zahlreichen Fällen aus dem Protoplasma der betreffenden Zellen heraus neu gebildet werden. Allein ausgedehnte vergleichende Untersuchungen haben nun gezeigt, dass alle diese Angaben, wenigstens für die Algen, auf Irrthümern beruhen.« Mit richtigem Vorausblick vermuthete Schmitz dieselbe Entstehungsweise auch bezüglich aller anderen grünen Pflanzen, was später durch die umfassenden Untersuchungen A. F. W. Schimper's vollauf bestätigt wurde.[1])

Von grosser Wichtigkeit war auch folgende Entdeckung des erstgenannten Autors. Die Chlorophyllkörner (und überhaupt die Chromatophoren) entstehen entweder unmittelbar aus ihresgleichen durch Theilung, oder sie bilden sich aus kleinen, noch ungefärbten, nur durch Theilung sich vermehrenden Körperchen successive hervor, welche schon in den jüngsten Meristemzellen anzutreffen sind. Schon in der ersten Anlage des Algenkörpers, in den Geschlechtszellen, sind diese vorgebildeten Chromatophoren vorhanden. Treten gleichartige Geschlechtszellen (Isogameten) in Copulation, so kommen sie in jeder derselben vor; ist eine geschlechtliche Differenzirung der Geschlechtszellen vorhanden, so findet man sie entweder blos in den weiblichen Zellen oder in diesen sowohl als in den männlichen, und bei der geschlechtlichen Zeugung gehen sie nicht verloren, erscheinen vielmehr in der befruchteten Eizelle, so zwar, dass in allen Fällen die Anlagen der Chromatophoren von der Mutterpflanze auf die Tochterpflanze übergehen.

In der Geschlechtszelle und in den jungen Meristemzellen sind die Anlagen der Chromatophoren farblos, ungemein klein, und überhaupt schwierig aufzufinden. Bei dem Uebergang der Meristemzellen in Dauerzellen hört die Theilungsfähigkeit dieser Anlagen der Chroma-

[1]) Wie in einem der folgenden Capitel näher dargelegt werden wird, können Chlorophyllkörner auch durch »Differenzirung« entstehen; es wird sich aber dort herausstellen, dass die neugebildeten Chlorophyllkörner auch in diesem Falle aus vorgebildeten Anlagen, nur in veränderter Weise, entstehen.

tophoren mehr oder weniger rasch auf, und sie werden durch Ausbildung der entsprechenden Farbstoffe immer deutlicher.

Diese Chlorophyll-Anlagen hat später Schimper auf Grund umfassender Studien in allen Abtheilungen der Phanerogamen nachgewiesen, und wir wissen heute, dank den Bemühungen der beiden genannten Forscher, dass die Chlorophyllkörner nur durch Theilung entstehen und dass die organisirten Anlagen dieser wichtigen lebenden Individualitäten der Zelle gleich den Zellkernen, zumeist ohne vorhergehende Verschmelzung, unmittelbar von einer Generation auf die andere übertragen werden.

Diese Theilung der Chromatophoren ist in der Regel eine Zweitheilung, seltener eine Vieltheilung. Gewöhnlich zerfallen die Chromatophoren oder deren Anlagen in zwei gleiche Theile, und namentlich bei der Entstehung der Chlorophyllkörner ist dies Regel. Aber sowohl bei der Zwei- als auch bei der Vieltheilung kann ein Zerfall in ungleich grosse Körner eintreten.

Den Theilungsvorgängen folgt nicht selten eine Verschmelzung der Theilungsproducte. Mehrere ganz verschiedene Fälle von Zellverschmelzungen sind seit langer Zeit bekannt. Später wurde die Copulation der Kerne (bei der geschlechtlichen Zeugung) nachgewiesen. Es ist für unsere späteren Betrachtungen von Wichtigkeit, zu wissen, dass auch Chromatophoren oder Chromatophoren-Anlagen verschmelzen können. Es ist dies von Schmitz für mehrere Algen nachgewiesen worden; es wurden Fälle beobachtet, wo bei der Copulation anfangs vegetativer Zellen *(Spirogyra)* oder bei der Conjugation von Schwärmsporen eine Verschmelzung der Chromatophoren eintritt. Indess gibt es, wie Schmitz ausdrücklich hervorhebt, Fälle geschlechtlicher Conjugation von Gameten, in welchen eine Verschmelzung der Chromatophoren sich nicht einstellt. Dass die jüngsten Anlagen von Chromatophoren nicht durch Verschmelzung entstanden sein müssen, geht ja auch schon aus der früher angegebenen Thatsache hervor, dass vor oder bei der Zeugung die Chromatophoren der männlichen Zellen auch ganz verschwinden können.

Die in den jüngsten Meristemzellen auftretenden, bisher als Chromatophoren-Anlagen bezeichneten Gebilde lassen sich in einigen Fällen direct als jugendliche, oder wenn man will, als embryonale Chlorophyllkörner erkennen. Es sind dies die von Schimper zuerst in der Vegetationsspitze verschiedener Luft- und Wasserwurzeln nachgewiesenen, sich theilenden grünen Körperchen. Mit der Umwandlung der Meristemzellen in Dauerzellen nehmen diese Körperchen und deren Theilproducte an Grösse zu und gehen successive in die gewöhnlichen Chlorophyllkörner über. Meist erscheinen aber diese Gebilde in den jüngsten Entwicklungsstadien farblos und sind dann als Anlagen von Chlorophyllkörnern umsoweniger zu erkennen, als nach Untersuchungen zahlreicher Forscher aus diesen Anlagen auch andere organisirte Inhaltskörper hervorgehen, vor Allem die so ungemein verbreiteten und in physiologischer Beziehung so ausserordentlich wichtigen Stärkekörner. Da man in der Regel nicht angeben kann, welcherlei organisirte Inhaltskörper aus diesen oft genannten »Anlagen« hervorgehen, die man gleich ihren gefärbten Abkömmlingen mit dem Namen Chromatophoren bezeichnet, so scheint es zweckmässig, dieselben mit einem besonderen Namen zu bezeichnen. Ich habe den in ähnlichem Sinne bereits gebrauchten Ausdruck »Plastiden« für sie in Vorschlag gebracht. [1])

Ausser den Stärkekörnern, den Chlorophyllkörnern und anderen Chromatophoren werden noch zahlreiche andere organisirte Inhaltskörper als Abkömmlinge der Plastiden bezeichnet: Vacuolen, Saftbläschen (aus dem Protoplasmaverband getretene, mit Protoplasmahaut versehene Vacuolen), Krystallbläschen, Gerbstoffbläschen u. s. w. Auf diesen fast durchwegs noch controversen Gegenstand will ich hier nicht näher eingehen und habe nur noch zu betonen, dass, so weit sichergestellte Beobachtungen reichen, alle lebenden (organisirten) Individualitäten der Zelle entweder unmittelbar aus ihresgleichen oder aus Plastiden hervorgehen, und zwar durchaus auf dem Wege der Theilung.

---

[1]) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 3. Aufl. 1890. p. 56 und 320.

Dass die Entstehung der Chlorophyllkörner und ähnlicher Gebilde in manchen Fällen nicht unmittelbar constatirt werden kann, wird nicht befremden, wenn man bedenkt, dass, von einigen Einzelnfällen abgesehen, die am besten sichtbaren Plastiden schon sehr klein sind und nur mit sehr starken Vergrösserungen, zudem nur unter Anwendung bestimmter Präparationsmittel, deutlich gesehen werden können. Es ist eine wohl berechtigte Annahme, dass die Plastiden der verschiedenen Pflanzen der Grösse nach graduell verschieden sind. Unter dieser Annahme wird die schwierige Auffindbarkeit derselben in vielen Fällen verständlich und es erscheint auch begreiflich, dass sich diese Bildungen überhaupt der directen Wahrnehmung manchmal gänzlich entziehen können. Solche Fälle sind es, die manchmal noch hervorgezogen werden, um die alte Lehre zu stützen, derzufolge die Stärkekörnchen nicht durch Plastiden erzeugt werden, sondern im allgemeinen Protoplasma entstehen. Auf einige solcher Fälle werde ich im nächsten Capitel einzugehen haben.

Nachdem wir in absteigender Reihenfolge die Formen der Theilung im Pflanzenreiche verfolgten, wobei wir von den augenfälligsten, schon aus dem gewöhnlichen Leben bekannten Fällen ausgingen und mit jenen schlossen, welche erst durch die stärksten optischen Mittel und unter Zuhilfenahme hochausgebildeter Präparationsmittel zu eruiren sind, können wir nun an die für uns so wichtige Frage der Grenzen des Theilungsvermögens im Bereiche des pflanzlichen Organismus herantreten.

Die Frage über die Grenzen der organischen Theilbarkeit des Pflanzenkörpers ist, entsprechend dem jeweiligen Thatsachenschatze, zu verschiedenen Zeiten verschieden beantwortet worden. Vor kaum mehr als einem halben Jahrhundert betrachtete man noch kleinste Zweig-, Blatt- oder Wurzelstücke, die eben noch als »Stecklinge« zur Vermehrung verwendet werden konnten, ferner Brutknospen und zum Oculiren dienende Laubknospen oder Laubsprosse als die letzten Theilkörper der Pflanze.

Mit der Entdeckung der Zelltheilung und der Auffindung ihrer weiten Verbreitung änderte sich rasch die Sachlage, indem nicht nur die Vermehrung einzelliger Pflanzen, z. B. die Sprossung der Hefe, auf Theilung zurückgeführt werden konnte und auch der Zusammenhang, welcher zwischen Zelltheilung und geschlechtlicher Fortpflanzung besteht, begriffen wurde, sondern auch jener im Organismus stattfindende, allerdings nicht der Vermehrung, aber anderen wichtigen Functionen, z. B. der Gewebebildung, dienende Vorgang der Theilung, bei welchem die Theilkörper zu höheren Einheiten verbunden bleiben, sich offenbarte. Es ist dies jener von mir schon oben als innere Theilung bezeichneter Process, welcher, wie ich zeigen werde, auch im Leben der Zelle eine grosse Rolle spielt.

Der damals herrschenden Lehre zufolge theilt sich die Zelle als Ganzes, Kern und Membran werden nur passiv in den Theilungsprocess hineingezogen; der Kern erscheint für den Theilungsvorgang nicht erforderlich, denn er wird aufgelöst und erst nach der Individualisirung des Protoplasmas zu neuen Zellen neu gebildet, und die Haut ist nur ein todtes Ausscheidungsproduct des Protoplasmas. Nach damaliger Auffassung war die Zelle der letzte Theilkörper der Pflanze.

Vor einigen Jahren wurde sowohl für die Pflanzen- als auch für die Thierzelle der Nachweis geliefert, dass die Kerne ausnahmslos aus Kernen und aus diesen nur durch Theilung entstehen. Damit war ein weiterer Schritt zur Kenntniss der letzten Theilkörper im Organismus gemacht. Somit mussten als letzte Theilkörper der Organismen Protoplasma und Kern angenommen werden.

Rasch drängte die Entdeckung der karyokinetischen Vorgänge zu einer abermaligen Aenderung der Auffassung über das, was als letzte Theilkörper des Organismus zu betrachten sei. Es erfolgt nämlich bei der indirecten Kerntheilung allerdings schliesslich eine totale Theilung des Kernes, gewöhnlich in zwei neue Kerne, aber diesem Vorgange geht eine innere Theilung voran, indem die Kernfäden sich theilen und die Theilungsproducte zu neuen Kernen sich

vereinigen. Es konnte somit der Kern nicht mehr als ein letzter Theilkörper des Organismus betrachtet werden.

Bezüglich des Protoplasmas ist die alte Ansicht aufrecht geblieben, dass es bei der Zelltheilung sich in toto in zwei oder mehrere Theile gliedere, nur hat man innerhalb desselben Körper gefunden, welche sich selbstständig theilen, nämlich die Chromatophoren und die Plastiden. Die Membran ist bisher niemals als ein selbstständiger Theilkörper der Pflanze betrachtet worden.

Nach der herrschenden Ansicht sind mithin als die letzten theilungsfähigen Gebilde der Pflanze anzusehen: der Kern und die in demselben sich theilenden Chromatinfäden, die Chromatophoren, die Plastiden und das Protoplasma.

Dieses im raschen Gange der Forschung erhaltene, sichtlich sehr inhomogene Resultat leitet sofort zu der Frage: Gibt es eine Grenze der Theilungsfähigkeit der lebenden Substanz und wo ist diese Grenze zu suchen?

Da das Organisirte fortzeugend Organisirtes hervorbringt, so ist es gewiss, dass die Theilung der lebenden Substanz nicht bis zu ihrem Zerfall in Molecüle gehen könne, sondern dass ihr eine räumliche Grenze gesetzt sein müsse. Aber wo liegt diese Grenze? Ist sie durch unsere derzeitigen Beobachtungsergebnisse schon endgiltig gezogen?

Ich werde die eben angeführten angeblichen Theilkörper der Reihe nach durchgehen und auch die Frage berühren, ob nicht auch in der Zellhaut, die wir jetzt als ein Ganzes dem Protoplasma und dem Kern gegenüberstellen, Theilkörper anzunehmen sind.

Während die karyokinetischen Untersuchungen die schliessliche Totaltheilung des Kerns auf innere Theilungen zurückgeführt haben, wird eine solche bezüglich des Protoplasmas und seiner organisirten und individualisirten Einschlüsse nicht angenommen. Man muss also einräumen, dass der Kern als solcher nicht ein letzter Theilkörper der Pflanze sei, aber das Protoplasma, die Chromatophoren und die Plastiden werden als solche letzte Theilkörper angesehen.

Ich möchte nun zunächst einige, bisher noch nicht erwähnte Thatsachen vorbringen, welche darauf hinweisen, dass die zuletzt genannten Gebilde ebensowenig als der Kern als letzte Theilkörper der Zelle zu betrachten sind.

Die Chlorophyllkörner und die anderen Chromatophoren hat man bis auf Schmitz als Gebilde von gleichartigem protoplasmatischem Baue angesehen. Der genannte Forscher fand nun in zahlreichen Chromatophoren der Algen Einschlüsse auf, die sich zu dem Chromatophor etwa so verhalten, wie der Zellkern zur Zelle. Er hat diese meist kugelförmigen Gebilde als Pyrenoide bezeichnet. Sie sind im Vergleiche zum übrigen Chromatophorenkörper in der Regel gänzlich farblos, stark lichtbrechend und heben sich deshalb von der Grundlage, in der sie eingebettet sind, scharf ab. Von allen ihren Eigenschaften interessirt uns hier blos die eine, dass sie theilungsfähig sind. Dadurch wird das Pyrenoid befähigt, seines Gleichen zu bilden; diese Theilung hat aber für das ganze Chromatophor, wie es scheint, Bedeutung; denn erst nachdem das Pyrenoid sich theilte, zerfällt das Chromatophor, und zwar gewöhnlich in so viel neue Chromatophoren, als neue Pyrenoide gebildet wurden. Aber so wie es vielkernige Zellen gibt, so wurden von Schmitz auch in manchen Chromatophoren zwei bis zahlreiche Pyrenoide aufgefunden. Nicht alle Chromatophoren enthalten Pyrenoide, wie es ja auch kernlose Zellen gibt. Besonders in reingrünen Algen finden sich die Pyrenoide häufig, obwohl es auch reingrüne Algen gibt, deren Chlorophyllkörner die genannten Einschlüsse nicht führen, z. B. die Characeen. Ueber die Algen hinaus sind, abgesehen von einigen Lebermoosen (Anthoceroteen), Pyrenoide nicht beobachtet worden. Es liegen aber schon bei manchen Algen die Pyrenoide an der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmung, so dass die Annahme, sie hätten eine grössere Verbreitung als die thatsächlichen Beobachtungen vermuthen lassen, gewiss Berechtigung besitzt.

Wie dem auch sein möge, die Existenz theilungsfähiger Körper innerhalb der Chlorophyllkörner zeigt, dass diese nicht als letzte

Theilkörper der Zelle zu betrachten sind, wofür übrigens noch andere Thatsachen und Erwägungen sprechen.

Man kennt seit längerer Zeit durch die Untersuchungen von Al. Braun, Pringsheim, Cohn u. A. die sogenannten Amylumherde der Conjugaten und anderer Algen; sie sind auch mit anderen Namen: Amylumkerne, Amylumkugeln der Algen etc. angesprochen worden. Man hat sie anfangs für hohlkugelige, im Innern der Algen-Chromatophoren vorkommende homogene Stärkemassen gehalten. Als die Pyrenoide bekannt wurden, zeigte es sich, dass sie an der Grenze zwischen dem Pyrenoid und der Chromatophorenmasse auftreten. Es konnte zweifelhaft erscheinen, ob sie einen Theil des Pyrenoids oder einen Theil der Chromatophorenmasse, endlich ob sie nicht einen selbstständigen Bestandtheil bilden. Für unsere Betrachtung ist die Entscheidung dieser Frage gleichgiltig; uns handelt es sich nur darum, zu wissen, dass die Chromatophoren überhaupt zusammengesetzt sind. Es ist indess Schmitz in einzelnen Fällen gelungen, zwischen dem Amylumherd und dem Pyrenoid eine dünne Substanzzone zu finden, so dass es gewiss berechtigter erscheint, den Amylumherd zum Chromatophor als zum Pyrenoid zu stellen, denn in dem betreffenden Falle hängt derselbe mit ersterem zusammen, mit letzterem nicht. Jedenfalls ist das Chromatophor zusammengesetzt und es kann sogar verschiedene organisirte Individualitäten umschliessen. Dass die Pyrenoide sich theilen, ist schon gesagt worden. Es soll nun gezeigt werden, dass noch andere Theilkörper innerhalb eines Chromatophors anzunehmen sind. Vor Allem ist in dieser Beziehung auf den wahren Charakter der Amylumherde hinzuweisen. Niemals sind dieselben, wie früher oftmals behauptet wurde[1]), homogene, aus Stärkesubstanz bestehende Hohlkörper; vielmehr setzen sie sich ausnahmslos aus getrennten Amylumkörnern zusammen, die, allerdings in manchen Fällen ausserordentlich klein, in anderen aber ansehnlich ausgebildet sind, in einfacher Schichte das Pyrenoid umlagern und von einander sichtlich durch Chromatophorensubstanz getrennt werden. Es kann aber auch vorkommen, dass die anfangs stets getrennten Stärke-

[1]) Nägeli, »Stärkekörner« p. 395—405 und De Bary, »Conjugaten« p. 2.

körnchen später aneinanderrücken, sich gegenseitig abplatten und nun um das Pyrenoid eine Hülle bilden, welche aus zahlreichen polyedrischen Stärkekörnern besteht. Da nun die Stärkekörnchen niemals spontan in dem allgemeinen Protoplasma entstehen, sondern, wie früher schon dargelegt wurde, stets von Plastiden gebildet werden, so ist wohl die Annahme berechtigt, dass in jenem Theile des Chromatophors, in welchem die Amylumkörnchen erscheinen, kleine, der directen Beobachtung sich entziehende Protoplasmakörperchen vorkommen, welche die Stärkekörnchen erzeugen. Dieselben haben wohl zweifellos die Charaktere der Stärkeplastiden.[1]) Es sind deshalb in den Chromatophoren der Algen, zunächst in jenen, welche Pyrenoide und Amylumherde enthalten, neben den Pyrenoiden noch andere theilungsfähige organisirte Gebilde enthalten.

Nun unterliegen auch die Amylumherde einer Theilung, und gerade diese Thatsache ist für unsere Betrachtung von Bedeutung. Der Amylumherd umgibt das Pyrenoid als ein mehr oder minder geschlossener kugelförmiger Hohlkörper. Bei der Theilung des Pyrenoids theilt sich auch der Amylumherd. Im einfachsten und auch am häufigsten vorkommenden Falle theilt sich das Pyrenoid in zwei gleiche Theile; dabei schnürt sich der Amylumherd ein und bildet an der Seite, wo die Einschnürung stattfand, anfangs eine sehr schmale Zone, in welcher relativ sehr kleine Stärkekörnchen erscheinen, die nach und nach heranwachsen. Wenn nun die Theilung vollzogen ist, oder kurz darauf, erscheint jedes der zwei neu gebildeten Pyrenoide gleichmässig von gleich grossen und durchaus äquidistant angeordneten Stärkekörnchen umgeben. Woher stammen die neu eingeschalteten Amylumkörnchen? Wenn sie, was ja angenommen werden muss, in derselben Weise entstehen, wie ihre älteren Schwesterkörnchen, so gehen sie aus Plastiden hervor. Woher stammen aber die Amyloplastiden? Wenn sie so entstehen, wie jene Plastiden, deren Herkunft wir kennen, so gehen sie aus Plastiden hervor, welche sich zwischen den neuen Pyrenoiden angesammelt haben mussten, in einer

[1]) Die jüngsthin wieder strittig gewordene Entstehungsweise der Stärkekörnchen wird in einem späteren Capitel erörtert werden.

daselbst gänzlich neu entstandenen Zone von Chromatophorensubstanz. Da aber eine spontane Entstehung von Plastiden unseren sonstigen diesbezüglichen Erfahrungen widersprechen würde, so bleibt nur die Annahme übrig, dass sie aus schon vorhandenen Plastiden durch Theilung hervorgebracht wurden, und zwar muss während der Theilung des Pyrenoids eine reichliche Theilung der Plastiden stattgefunden haben. Unter den gemachten Voraussetzungen, deren Wahrscheinlichkeit wohl an Gewissheit grenzt, kommen wir also zu dem Ergebnisse, dass in den Chromatophoren sich theilende Plastiden vorhanden sein müssen, welche sich aber, sei es wegen ihrer Kleinheit, sei es, weil sie sich von der Umgebung aus optischen Gründen nicht differenziren, der directen Wahrnehmung entziehen.

Da die Chromatophoren Protoplasmagebilde sind, so besitzen sie, abgesehen von ihrer Zusammensetzung aus Pyrenoiden und Plastiden, im Allgemeinen auch jene Structur, eventuell auch jene morphologische Zusammensetzung, welche dem Protoplasma eigen ist.

Wegen ihrer oft ausserordentlichen Kleinheit geben die Plastiden der Hoffnung wenig Raum, in ihrem Innern vor sich gehende morphologische Aenderungen durch die Beobachtung kennen zu lernen, und vor allem anderen: es ist kaum zu erwarten, dass in ihnen sich werden innere Theilungen nachweisen lassen.

Durch Studien über ihren Bau und ihre Entwicklung haben sich aber doch einige Thatsachen ergeben, welche auf in ihrem Innern vor sich gehende Aenderungen und auf eine wenigstens zeitweise auftretende Complication ihres Baues hindeuten. So hat A. Zimmermann jüngsthin[1]) in jungen Blättern von Tradescantien Plastiden (Leukoplasten) aufgefunden, welche anfangs nicht tingirbar sind, später aber (nach Fixirung mit alkoholischer Sublimatlösung durch das Altmann'sche Säurefuchsin) tingirbar werden. Mit dem Deutlicherwerden der Färbbarkeit stellt sich aber bei einigen *Tradescantia*-Arten

[1]) A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Erstes Heft. Tübingen 1890.

(z. B. bei *T. discolor* und *zebrina*) eine innere Gliederung der Plastiden ein: es treten nämlich in ihrem Inneren rundliche Gebilde auf, welche sehr stark tingirbar sind, während die Grundmasse farblos bleibt. In welcher Art diese färbbaren Körper innerhalb der Plastiden entstehen, ist vom Autor nicht gesagt worden, konnte vielleicht auch nicht ermittelt werden. Jedenfalls beweist das Auftreten dieser Körper in den genannten Plastiden, dass letztere nicht so einfach gebaut sind, als es den Anschein hat, und es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Einschlüsse kernartiger Natur und etwa den Pyrenoiden vergleichbar sind, oder dass sie im Innern des Plastids heranwachsende, vielleicht der Theilung unterworfene Gebilde repräsentiren.

Was nun das Protoplasma selbst anbelangt, so ist es wohl von vornherein sehr unwahrscheinlich, dass dieser oft so mächtig entwickelte Körper so homogen sein sollte, dass er selbst als ein letzter Theilkörper betrachtet werden müsste.

Vor Allem ist er thatsächlich nicht so homogen, als er erscheint, wie auf Grund von Tinctionsmitteln, nach vorhergegangenen anderweitigen Präparationsmethoden, von zahlreichen Zoologen und Botanikern constatirt wurde. Alle Beobachter unterscheiden eine Grundsubstanz und in dieser eine zumeist als Gerüst gedeutete zusammenhängende geformte Substanz.

Sodann finden wir in den Protoplasmen mehr oder minder reichlich der directen Beobachtung zugängliche, in Theilung begriffene Plastiden und daraus hervorgegangene organisirte Inhaltskörper, vor allem Chromatophoren und Stärkekörnchen. Da nun im Protoplasma häufig Stärkekörnchen auftauchen, die vom Augenblicke an, wo sie erscheinen, aus unmessbarer Kleinheit zu messbarer Grösse heranwachsen, so müssen im Protoplasma, ähnlich wie in den Chromatophoren, Plastiden angenommen werden, die sich aus schon angegebenen Gründen der Beobachtung entziehen.

Es sind also im Protoplasma thatsächlich Theilkörper vorhanden, und es müssen weitere derartige Theilkörper in demselben angenommen werden, um die Entstehung der organisirten und individualisirten Einschlüsse desselben naturgemäss erklären zu können.

Eine gewisse Analogie, welche zwischen Kern und Plasma besteht, deutet von einer anderen Seite her auf eine complexe morphologische Zusammensetzung des Protoplasmas hin. Beide sind nämlich nur zweierlei verschiedene Formen der lebenden Substanz, die im phylogenetischen Zusammenhange stehen. Diese phylogenetische Beziehung wird im Schlusscapitel eingehend erörtert werden. Ob, wie bisher angenommen wurde, der Kern aus dem Plasma hervorging, oder, wie in jüngster Zeit behauptet wurde, das Umgekehrte stattfand, oder endlich, ob, wie ich nachzuweisen versuchen werde, das, was wir heute als Kern und Plasma unterscheiden, gleichzeitig entstanden ist: in jedem Falle ist eine im Wesen gleiche Elementarstructur beider anzunehmen. Es ist mithin im hohen Grade wahrscheinlich, dass gleich dem Kerne auch das Protoplasma aus kleineren Theilkörpern zusammengesetzt sei.[1]) Dies vorausgesetzt, beruht die Theilung des ganzen Protoplasmakörpers auf innerer Theilung und geht von letzten Theilkörpern aus, welche in der Theilungszone des Protoplasmas gelegen sein müssen.

Die Zellhaut ist, wie oben bereits angedeutet wurde, bisher niemals als ein Theilkörper der Pflanze, speciell der Zelle angesehen worden, angeblich, weil sie sich niemals in toto theilt. Diese Auffassung ist aber nicht richtig. Denn wenn auch bei der Theilung der Gewebezellen in der Regel nur ein Theil der Zellhaut der Mutterzellhaut in die Wandbildung der Tochterzellen eintritt und der Rest vom lebenden Zellenleibe her neu gebildet wird, so kennen wir doch Fälle der Zelltheilung, in welchen die Haut doch in toto getheilt wird. Ich meine die Sprossung, als deren Prototyp die gewöhnliche, durch Theilung erfolgende Neubildung der Hefezellen betrachtet

[1]) Auf die Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleineren lebenden Individualitäten (letzten organischen Elementen) hat auch Roux hingewiesen. In seiner ideenreichen Abhandlung: »Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung«, Leipzig 1883, sagt er p. 19: »Der Umstand, dass für die Kerntheilung so complicirte Einrichtungen zur qualitativen Theilung getroffen sind, welche für den Zellleib fehlen, lässt dann rückwärts schliessen, dass der Zellleib in viel höherem Maasse durch Wiederholung gleich beschaffener Theile gebildet wird als der Kern . . . .«

werden kann. Aus unmessbar kleiner Hautanlage der Mutterzelle wächst hier unter Betheiligung des Protoplasmas die Tochterzelle heran, welche sich unter vollständiger Abschnürung der Haut von der Mutterzelle loslöst.

Es ist mithin in gewissen Fällen auch die Zellhaut als ein selbstständiger Theilkörper der Zelle zu betrachten.

Die Zusammensetzung der Zellhaut aus kleinen Hautkörperchen (Dermatosomen), auf welche ich in einem späteren Capitel eingehend zu sprechen kommen werde, und ihr Hervorgehen aus plasmatischer Anlage deuten auf ihre Zusammensetzung aus kleinsten plasmatischen Theilkörpern hin, durch deren Thätigkeit sie aufgebaut wird.

Nach dieser meiner Auffassung, welche im folgenden Capitel näher erläutert und gestützt werden soll, setzt sich die Zelle in allen ihren Theilen, mithin der ganze Organismus, aus kleinsten Gebilden zusammen, durch deren Thätigkeit und Wechselwirkung der Organismus lebt, und auf deren Vermehrung durch Theilung das Wachsthum des Organismus in erster Linie beruht. Diese letzten Theilkörper des Organismus sind die im vorigen Abschnitte genannten Plasomen.

Drittes Capitel.

Die Elementarstructur der Organismen.

Nach dem heute noch giltigen Schema der Organisation besteht die Pflanze aus Zellen, welche in der Regel aus Haut, Plasma und Kern zusammengesetzt sind. Ein Gleiches gilt, mit der Einschränkung eines häufigen Fehlens der Zellhaut, auch bezüglich des thierischen Organismus.

In ihrer einfachsten Form ist die Pflanze, beziehungsweise das Thier, nach der mit diesem Schema eng verknüpften Vorstellung, entweder eine Zelle, oder sie repräsentirt eine organische Vereinigung von Zellen, welche in den am vollkommensten ausgebildeten organischen Gestalten zu verschiedenartigen Geweben vereinigt sind, so dass der Organismus folgende Unterordnung seiner lebenden Einheiten aufweist:

Organ — Gewebe — Zelle.

Dieses Schema erscheint nicht überall vollständig realisirt. Es soll aber auf die einzelnen Abweichungen von Typen einstweilen nicht eingegangen werden, da es sich hier zunächst nur um die Frage handelt, ob die angeführte Unterordnung als abgeschlossen zu betrachten ist, oder ob die Zelle noch nicht das letzte allgemeine Grundorgan der lebenden Wesen bildet.

Dass die Zelle schon deshalb nicht als das letzte Elementarorgan der Pflanze, um zunächst nur von dieser zu sprechen, betrachtet werden könne, da in ihr differente lebende Individualitäten (z. B. die bekannten Chlorophyllkörner) zur Ausbildung gelangen, wird heute wohl schon von vielen Seiten anerkannt. Allein, was uns in der Zelle an lebenden Individualitäten entgegentritt, ist in den verschiedenen Zellen in so verschiedener Weise ausgebildet, überhaupt so heterogener Natur, dass wir in keinem dieser Gebilde das wahre,

allen Organismen zu Grunde liegende Elementarorgan zu erblicken vermögen. Wohl lässt sich vermuthen, dass hinter all diesen mehr oder weniger constant in den Zellen auftretenden Gebilden ein gemeinsames Element verborgen liegt, ein letztes lebendes Etwas, dessen wahres Wesen, gleich dem des Atoms oder Molecüls, uns vielleicht niemals vollständig zu entschleiern gelingen wird.

Ich glaube, wie schon früher angedeutet wurde, dieses letzte, also wahre Elementarorgan im Plasom, d. i. in dem letzten Theilkörper der Zelle, gefunden zu haben, in einem Gebilde, das nach meiner Auffassung in mehr oder minder reichlich modificirter Form an dem Aufbaue der ganzen Zelle Antheil nimmt, und das ausser der organischen Theilbarkeit noch die Fähigkeit hat, zu wachsen und zu assimiliren.

Nach dieser meiner Ansicht wäre das Schema der Organisation, nach welchem die Pflanze aufgebaut ist, das folgende:

Organ — Gewebe — Zelle — Plasom.

Es wird die Aufgabe dieses Capitels sein, das vorgeführte Schema zu begründen und im Einzelnen nachzuweisen, wie das angenommene Grundorgan sich in die höheren Theile einfügt, und welchen factischen oder muthmasslichen Veränderungen es an sich, und je nach dem Orte, an welchem es auftritt, unterworfen ist. —

Die erste Frage, welche zu beantworten ist, wenn es sich um den Nachweis der Existenz des Plasoms handelt, ist wohl die, ob dasselbe direct sichtbar sei oder sichtbar gemacht werden könne, wie man etwa durch Fixirungs- und Färbemittel die Structur des Zellkerns zur Anschauung zu bringen im Stande ist.

Diese Frage lässt sich nicht mit jener Sicherheit beantworten, wie etwa die, ob man die Molecüle sehen könne. Denn es lässt sich in bestimmten Fällen die absolute Grösse der Molecüle, wenigstens approximativ, berechnen, und somit beurtheilen, ob dieselben mit unseren stärksten Mikroskopen zu sehen sind. Man kann nun auf Grund dieser Berechnungen mit aller Bestimmtheit aussagen, dass die Molecüle durchaus weit unter der Grenze des derzeit optisch Wahrnehmbaren liegen. Dem Plasom gegenüber sind wir aber in

einer anderen Lage. Wir finden keinerlei Basis zur Berechnung oder überhaupt zur Beurtheilung seiner Grösse.

Wenn wir also kleinste, d. i. eben noch wahrnehmbare, homogen erscheinende Theilkörper in der Zelle direct beobachten oder nach bestimmten Operationen zur Anschauung bringen, z. B. Plastiden in jüngsten Meristemzellen, so können dieselben Plasome sein, allein wir können dies nicht mit Bestimmtheit aussagen. Allerdings vermögen wir hin und wieder in zweifelhaften Fällen auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu constatiren, dass die fraglichen Gebilde keine Plasomen sind, niemals aber können wir den directen Beweis erbringen, dass sie letzte Theilkörper, also wahre Plasomen, repräsentiren. Vielleicht werden sich später einmal Mittel finden lassen, zu entscheiden, ob in gegebenen Fällen factische Plasomen vorliegen. Ich halte es für zweckmässig, die kleinsten wahrnehmbaren Theilkörper der Zelle einstweilen als Plasomen zu betrachten, jedoch mit dem Vorbehalte, dass dieselben auch Plasomgruppen sein mögen. Es gilt dies in den nachfolgenden Darstellungen für alle jene als Plasomen angesprochenen Bildungen, bezüglich welcher ausdrücklich gesagt wird, dass sie sichtbar sind. Ich möchte aber durch einige Beispiele zeigen, dass manche uns homogen erscheinende kleinste Theikörperchen der Zelle nicht als Plasomen gedeutet werden dürfen, und dass Plasomen existiren, die wir mit unseren besten Hilfsmitteln gewiss nicht zu unterscheiden vermögen.

Nach den Untersuchungen von Mikosch[1]) entstehen die Chlorophyllkörner in manchen Fällen, z. B. in den Cotyledonen von *Helianthus annuus*, durch Differenzirung aus einem wandständigen Protoplasma, welches sich aus kleinen Körnchen zusammensetzt. Bei der Keimung erscheinen diese Protoplasmakörnchen durch Wachsthum vergrössert und die aus diesen durch Aggregation hervorgehenden Chlorophyllkornanlagen erweisen sich als aus Theilchen zusammengesetzt, welche kleiner sind als die im ruhenden Samen vorhandenen. Ob diese nunmehr in starker Vermehrung begriffenen Theilchen

[1]) C. Mikosch, Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. der kais. Akademie d. Wissenschaften Bd. XCII (1885).

Plasomen sind, lässt sich nicht entscheiden, aber die im Beginne der Keimung auftretenden grossen Plasmakörperchen und wahrscheinlich auch schon die im ruhenden Samen enthaltenen, relativ grossen Körnchen sind keine Plasomen, sie sind vielmehr als Gruppen nicht weiter unterscheidbarer Plasomen aufzufassen, die später in kleinere Theilkörperchen zerfallen sind.

Die Wand der ausgebildeten Bastzelle lässt sich, wie wir später sehen werden, stets in kleine Körperchen, Dermatosomen, zerlegen, welche, wie sich in bestimmten Fällen nachweisen lässt, aus (sichtbaren) Plasomen hervorgehen. In der Regel sind diese plasmatischen Anlagekörper nicht nachweisbar, und es gilt dies auch für die Zellhäute vieler Gewebe höherer Pflanzen. Da aber nicht anzunehmen ist, dass die Dermatosomen hier in anderer Weise als im ersten gegebenen Falle entstehen, so ergibt sich, dass Plasomen existiren, welche sich der Beobachtung entziehen.

Aber selbst die nicht sichtbaren Plasomen müssen in der Grösse verschieden sein, wie sich aus dem Verhalten der Membranen der Pilzhyphen ergibt. Diese Zellhäute lassen sich nicht in Dermatosome zerlegen, oder richtiger gesagt, deren Dermatosomen sind zu klein, um gesehen werden zu können. Da aber die Dermatosomen stets im Vergleiche zu plasmatischen Anlagen gross sind, so muss angenommen werden, dass die Plasomen, welche die Haut der Pilzzellen aufbauen, kleiner als die die jugendliche Bastzellwand zusammensetzenden sein müssen.

Es gibt also Plasomen, welche der Wahrnehmung sich entziehen, aber auch diese sind der Grösse nach als verschieden anzunehmen.

Da die Dermatosomen sich nicht mehr theilen, aber aus theilungsfähigen Plasmagebilden hervorgehen, so gelangt man zu der Ansicht, dass die Plasomen beträchtlich heranzuwachsen befähigt sind, sobald sie ihr Theilungsgeschäft beendigt haben.

Zu dieser Ansicht gelangt man aber auch durch andere Beobachtungen. In den Zellen vieler Gewebe erkennt man häufig nach Beendigung des Wachsthums kleine Protoplasmakörnchen,

welche vollkommen homogen erscheinen und nur ausnahmsweise in Theilung begriffen sind. In Jugendzuständen der Zellen sind diese Gebilde noch nicht zu sehen. Zweifellos wachsen dieselben aus viel kleineren Theilkörpern hervor. Im Endosperm des Mais umlagern diese Protoplasmakörnchen jedes einzelne Amylumkorn; sie sind hier so klein, dass sie selbst bei starken Vergrösserungen nicht deutlich zu sehen sind. Nach der Altmann'schen Tinctionsmethode (Vorbehandlung mit Sublimatalkohol und Ausfärben mit Säurefuchsin) werden sie unter Annahme einer blassröthlichen Färbung deutlicher; durch Methylgrün-Essigsäure gefärbt, treten sie gleichfalls besser hervor. Aber schon bei mittleren Vergrösserungen sind sie gut zu sehen, wenn man die Zellen mit Kalilauge behandelt, wobei die Stärkekörner aufgelöst werden, und die genannten Protoplasmagebilde in Folge von Aufquellung sich bedeutend vergrössern. Junge oder vollkommen herangewachsene, normal functionirende Hefezellen enthalten ein ausserordentlich feinkörniges Protoplasma. Nachdem diese Hefezellen ihre normalen Functionen eingestellt haben, verschwindet ihr Plasmakörper bis auf wenige, aus kleinen (sichtbaren) Plasomen hervorgewachsene, relativ grosse Plasmakörnchen.

Die durch Thatsachen wohl gestützte Auffassung, dass die Plasomen nach Beendigung der Theilung stark heranwachsen und sich dann in Dauerzustände (Dermatosomen, Protoplasmakörnchen etc.) verwandeln, dürfte umso annehmbarer erscheinen, als erfahrungsgemäss alle theilungsfähigen Gebilde nach der Theilung ihr Volum durch Wachsthum vergrössern. Es ist dies eine durchgreifende Regel, der nur wenige und unerhebliche Ausnahmen gegenüberstehen. Nachdem die Zellen der Vegetationspunkte ihre Theilungen beendigten, gehen aus ihnen Dauerzellen hervor, deren Volum um ein Mehrfaches oder Vielfaches grösser ist als das der Meristemelemente, aus denen sie unmittelbar hervorgingen. Nach der Theilung wächst der Kern der Pflanzenzelle stark heran, besonders kurz nach Individualisirung der Tochterkerne.[1]) Dass der seine Theilungen einstellende Protoplasma-

[1]) Ueber das starke Wachsthum der Kerne kurz nach erfolgter Theilung liegen eingehende Untersuchungen von Frank Schwarz vor. Siehe dessen Beiträge

körper eine Zeit hindurch gewöhnlich stark heranwächst, lehrt die unmittelbare Beobachtung. Auch die Plastiden wachsen nach der Theilung in der Regel zu relativ grossen Gebilden (Chlorophyllkörnern etc.) heran. Viel schwächer ist das Wachsthum der sich theilenden Chlorophyllkörner. Auch die Protoplasmen mancher Zellen nehmen nach Beendigung der Theilung nur wenig an Masse zu, und nur die Vermehrung der Vacuolen und des Zellsaftes bedingt in diesen Fällen die mit dem Wachsthum der ganzen Zelle Hand in Hand gehende starke Volumsvergrösserung des Zellinhaltes. Die Regel, dass nach erfolgter Theilung die jungen Theilkörper heranwachsen, scheint keine Ausnahme zu haben, wenn auch das letztangeführte Beispiel darauf hinweist, dass in einzelnen Fällen das der Theilung folgende Wachsthum nur ein schwaches ist. Solcher extremer Fälle liessen sich noch manche andere anführen, so die nachträglichen Fächerungen in Libriformfasern und in andere fibrose Elemente des Gefässbündels.

Ob ein nothwendiger mechanischer Zusammenhang der Theilung mit dem Wachsthum besteht, ist nicht bekannt; die Entscheidung dieser Frage dürfte derzeit noch auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen. Da aber in bestimmten Entwicklungsstadien der betreffenden Gebilde dem Wachsthum die Theilung mit Nothwendigkeit folgt, so scheint es, als müsste diese Frage in bejahendem Sinne beantwortet werden. Welche Momente schliesslich dahin führen, die Theilung zu sistiren und hierauf ein relativ starkes Wachsthum der sich nicht mehr theilenden Gebilde einzuleiten, lässt sich derzeit nicht sagen.

Zwischen der relativen Kleinheit der Theilkörper und ihrer Function als Theilkörper besteht gewiss ein inniger Zusammenhang. Ich will nun auf das Nächstliegende hinweisen: es müssen unter sonst gleichen Verhältnissen die Theilungen und was damit zusammenhängt, vor Allem Assimilation und Wachsthum, desto mehr beschleunigt werden, je kleiner die Theilkörper sind.

Ich werde im nächsten Capitel zu zeigen versuchen, dass das Gesammtwachsthum der Zelle und aller ihrer lebenden Theile auf

---

zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IV 1887).

Theilung und Wachsthum der Plasomen beruht. Indem man dies einstweilen als richtig voraussetzt und beachtet, dass mit dem Aufhören der Theilung der Zellen, des Kerns, der Plastiden, der Chlorophyllkörner etc., deren Wachsthum nicht erlischt, vielmehr eine Zeit hindurch noch, sogar in verstärktem Maasse, erfolgt, so ergibt sich, dass die Theilung der Plasomen noch nicht ihr Ende erreicht hat, wenn die Zellen als Ganzes und die genannten Inhaltskörper der Zelle ihre Theilungen bereits eingestellt haben.

Den Plasomen muss neben ihrer Fähigkeit, sich zu theilen, auch die Eignung zugesprochen werden, sich miteinander zu höheren Einheiten zu verbinden, etwa so, wie ursprünglich gesonderte Zellen sich in gewissen Fällen zu einem Gewebe vereinigen (*Hydrodictyon*), oder Cambiumzellen zu Gefässen, ferner Gameten zu Zygosporen, befruchteten Eizellen etc. miteinander verschmelzen. Für eine solche Verschmelzung der Plasomen sprechen vor Allem die Fäden des sich theilenden Kerns.

Dass die bei der Karyokinese auftretenden Chromatinfäden auf die Verbindung von im ruhenden Kerne vorhandenen Körperchen zurückzuführen sind, ist bereits mehrfach betont worden. So betrachtet z. B. Altmann [1]) den ruhenden Kern als ein Aggregat von kleinen Elementargebilden, welche bei beginnender Kerntheilung in Conjugation treten und auf diese Art die Kernfäden erzeugen; diese letzteren zerfallen aber nach vollendeter Theilung des Kerns wieder in jene Elementargebilde, aus welchen nach des genannten Autors Auffassung der ruhende Kern aufgebaut ist.

Fibrilläre, im Protoplasma auftretende Gebilde sind wahrscheinlich auch auf Fusionen von Plasomen zurückzuführen. So hat beispielsweise Schmitz in jungen Zellen durch Pikrinsäure und Hämatoxylin im Protoplasma feine Körnchen beobachtet, welche sich

---

[1]) Altmann, Structur des Zellkerns. Archiv für Physiol. und Anatomie 1889, p. 410. Vgl. auch Lukjanow, Pathologie der Zelle, Leipzig 1891, und Pfitzner, Morphologisches Jahrbuch 1881.

später in fibrilläre Gebilde umsetzten. Die schon berührte Entstehung von Ascosporen und gewissen Chlorophyllkörnern (z. B. die in den Keimblättern von *Helianthus* vorkommenden) wird am verständlichsten unter der Annahme der Verbindung ursprünglich getrennter Plasomen. Auf eine Verbindung ursprünglich getrennter Plasomen dürfte auch jene Entstehung der Pyrenoide zurückzuführen sein, welche Schmitz[1]) in den Chromatophoren von *Nemalion multifidum* und *Helminthocladia purpurea* entdeckt hat. Der Bildungsmodus der Pyrenoide in den Chromatophoren der beiden genannten Algen steht ausser der Regel, denn nicht durch Theilung aus den schon vorhandenen Pyrenoiden gehen die neuen hervor, sondern durch den folgenden Entstehungsmodus. Es bestehen die betreffenden Chromatophoren aus einem kugeligen Mitteltheil, von welchem streifenförmige Aeste gegen die Zellwand hinziehen. In dem Mitteltheil liegt ein grosses Pyrenoid. Neue Pyrenoide entstehen in den verbreiterten Enden der Aeste. Es werden dort kleine Körnchen, die sich aber nicht etwa von dem Hauptpyrenoid abgelöst haben, erkennbar, vielmehr in der Grundsubstanz auftauchen und aus dieser, wie sich Schmitz ausdrückt, durch Neubildung entstehen. Da eine spontane Entstehung dieser offenbar organisirten Bildungen nicht angenommen werden darf, so scheint es, dass sie durch Verbindung ursprünglich getrennter Plasome wie die Protoplasmen der Ascosporen entstehen. Doch ist nicht ausgeschlossen, dass sie aus einem einzigen Plasom heranwachsen. Diese Körnchen wachsen zu grösseren Körpern heran, welche substantiell mit dem Hauptpyrenoid des Chromatophors übereinstimmen. Von diesen »secundären Pyrenoiden« geht jene Theilung des Chromatophors aus, welche die neu angelegten Mutterzellen der Rhizoïden, die aus dem unteren Theile der Stammzellen hervorsprossen, mit einem Chromatophor versorgt.

Indem ich an die nähere Begründung der Elementarstructur des pflanzlichen Organismus herantrete, will ich mit der Organi-

[1]) l. c. p. 63 ff.

sation der Zellhaut beginnen, weil meine Auffassung der Structur gerade dieses Zellbestandtheils von der herrschenden Lehre am meisten abweicht, und ich durch dieses Verfahren das Eigenthümliche meiner Auffassung am deutlichsten werde ausdrücken können. Auch entspricht dieses Voranstellen der Zellmembran der historischen Entwicklung fast jeder Lehre von der Pflanzenzelle. Denn — so sonderbar es auf den ersten Blick erscheinen mag — es sind fast alle allgemeinen theoretischen Untersuchungen über die Pflanzenzelle von dem Studium der uns im Vergleiche zum lebenden Zellinhalte allerdings sehr passiv erscheinenden, aber in höchst prägnanten Formen und Structuren entgegentretenden Zellhaut ausgegangen, so unter Anderem Nägeli's Micellartheorie, die Appositionslehre von Schmitz, Strasburger u. A. m. Die Anziehung, welche die merkwürdigen inneren und äusseren Gestaltungsverhältnisse der Membran auf den denkenden Beobachter der Pflanzengewebe ausüben, wird jeder Botaniker wohl begreifen; aber es ist heute wohl schon ersichtlich, dass jede einseitige, auf die Vorgänge des Zellenlebens nicht fortwährend Rücksicht nehmende theoretische Betrachtung der Haut nur auf Irrwege leiten muss.

Der vegetabilischen Zellhaut wird stets ein ganz anderer Grundcharakter als dem »lebenden Zellenleibe« zugeschrieben. Die angeblich vorhandenen Unterschiede sollen sich in dreierlei Weise äussern:

1. in der chemischen Beschaffenheit,
2. in der Structur und
3. darin, dass die Zellhaut als ein todtes Gebilde zu betrachten sei, gegenüber dem allseits als lebend begriffenen Protoplasma und dem von diesem umschlossenen Kern.

Auf Grund umfassender Untersuchungen[1]) kann ich den derzeitigen, auf die vegetabilische Zellhaut bezugnehmenden Ansichten, und zwar nach keiner der eben bezeichneten Richtungen, zustimmen. Meine Auffassung, welche ich nachfolgend im Einzelnen zu begründen

[1]) J. Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. Math.-nat. Class. Bd. XCIII (1886), p. 17—80. Mit 5 Holzschnitten.

haben werde, geht dahin, dass die Zellhaut der Pflanzen in chemischer Beziehung und auch in Betreff ihrer Structur dem lebenden Zellinhalte viel näher kommt, als derzeit angenommen wird, und dass sie, wenigstens in jüngeren Entwicklungsstadien, als ein lebendes Glied der Zelle zu betrachten ist.

Im ausgewachsenen Zustande trägt die Membran fast immer, gegenüber dem veränderlichen lebenden Zellenleibe, einen wenigstens anscheinend passiven und stationären Charakter an sich. Dieser Umstand und die alte, mit Ausnahme von mir sonst von Niemandem noch näher geprüfte Ansicht, dass die Haut der jungen lebenden Pflanzenzelle ganz und gar oder im Wesentlichen aus Cellulose bestehe — Botaniker und Zoologen nennen sie ja gewöhnlich »Cellulosehaut« — sind wohl die Hauptgründe, weshalb die vegetabilische Zellhaut für leblos gehalten wird.[1])

Würde nun die Haut der lebenden Zelle thatsächlich im Wesentlichen nur aus Cellulose bestehen, so unterschiede sie sich schon dadurch auf das auffallendste von allen bisher bekannten lebenden Gebilden, die ja niemals aus einem chemischen Individuum bestehen, vielmehr chemisch sehr complex gebaut sind und stets eiweissartige Körper enthalten. Es muss deshalb, wenn es sich um den Nachweis des Lebens der Zellhaut handelt, vor Allem nachgewiesen werden, dass sie eine complexe chemische Zusammensetzung besitzt, und dass in ihr Stoffe der Eiweissgruppe auftreten.

---

[1]) So sagt z. B. Pfeffer, einer der hervorragendsten zeitgenössischen Pflanzenphysiologen, in seinem Handbuche der Pflanzenphysiologie (Bd. I, Leipzig 1881 pag. 1—2): »Der eigentlich lebende Organismus ist der Protoplasmakörper, der wie eine Schnecke in ihrem Hause in dem selbstgebauten Zellhautgerüste lebt, und die Vorgänge, welche sich in der Zellhaut, sowie in dem Zellsafte (Vacuolen) vollziehen, stehen in wesentlich analoger Abhängigkeit vom Protoplasma wie die Functionen todter Elementarorgane.« Siehe auch Pfeffer, l. c., II., pag. 47.

Auch in den Lehrbüchern der Botanik tritt die Ansicht, dass die Membran ein todtes Gebilde sei, zumeist in sehr ausgesprochener Weise hervor, so z. B. in Kienitz-Gerloff's Botanik (Berlin 1886), wo es pag. 62 heisst, dass die Membran »nur ein todtes Gerüste bildet«, innerhalb welchem das lebende Protoplasma liegt. Fast überall ist auch die Zellhaut als eine »Cellulosehaut« hingestellt. Siehe z. B. die bekannten Lehrbücher von Luerssen, Prantl und Behrens.

Vor Allem ist ohne Schwierigkeiten die Irrthümlichkeit der bisherigen Lehre von der Cellulosenatur der Haut nachzuweisen. Reine Cellulose zeigt empfindliche Reactionen gegenüber einigen Jodpräparaten. Wird dieselbe z. B. mit Chlorzinkjodlösung zusammengebracht, so wird sie sofort intensiv violett gefärbt. Nun ist es ganz richtig, dass chemisch reine Cellulose die genannte Reaction gibt; ebenso richtig ist es, dass manche neben der Cellulose auftretende Substanzen (z. B. Lignin, Suberin) die gedachte Jodreaction verhindern. Aber ebenso sicher ist es, dass eine Menge von organischen Substanzen, besonders im Wasser lösliche indifferente Körper, diese Reaction nicht behindern. Ja selbst schwache Verholzung schliesst den Eintritt der Violettfärbung durch Chlorzinkjodlösung nicht aus. Durch das Eintreten der genannten Reaction liess man sich verleiten, anzunehmen, dass die Zellhaut aus Cellulose bestehe,[1]) während es nur erlaubt ist, daraus zu schliessen, dass die Haut Cellulose enthält. Aus der Jodreaction auf die alleinige Anwesenheit von Cellulose in der Zellhaut oder in einem sonstigen Körper zu schliessen, wie es bisher immer geschehen, ist ebenso verkehrt, wie wenn man aus der durch wässerige Jodlösung in mit Stärkekleister geleimtem Papier eintretenden Blaufärbung den Schluss ziehen würde, dass dasselbe aus Stärkekleister bestehe, während von diesem in einem solchen Papier nur wenige Procente enthalten sind. Wieviel Cellulose in einer Zellhaut enthalten ist, lässt sich den Jodreactionen natürlich nicht entnehmen. Es kann die Reaction sehr lebhaft sein, selbst bei Gegenwart von einem nur kleinen Quantum von Cellulose.

Thatsächlich besteht die vegetabilische Zellhaut — natürlich abgesehen von Wasser und den nie fehlenden mineralischen Substanzen — niemals blos aus Cellulose, sondern führt nebenher stets mehr oder minder grosse Mengen anderer organischer Substanzen, und zwar hauptsächlich in sehr jungen Entwicklungsstadien und im Alter.

Ich habe schon vor langer Zeit (1864) gefunden, dass selbst

[1]) Auf den angeblichen Nachweis reiner Cellulose durch bestimmte Tinctionsmittel komme ich später zu sprechen.

ganz jugendliche, die Cellulosereaction sehr lebhaft zeigende Zellhäute durch übermangansaures Kali schon nach einer Zeit gebräunt werden, nach welcher dieses Reagens auf Cellulose noch gar keine Wirkung ausübt, mithin andere organische Substanzen in den Membranen enthalten sein müssen. Schon damals habe ich auf den Eiweissgehalt der Innenhäute vieler Pflanzenzellen aufmerksam gemacht.

Wie gross die Zahl der chemischen Individuen selbst in den Membranen junger Zellen und Gefässe sein kann, habe ich im Vereine mit meinen Schülern gezeigt. Es tritt beispielsweise in den Gefässen schon sehr frühzeitig die sogenannte Holzsubstanz auf, wie man sich durch meine Holzstoffreactionen (schwefelsaures Anilin und Phloroglucin-Salzsäure) überzeugen kann. Nun enthält aber jede verholzte Zellmembran neben Cellulose stets Coniferin und Vanillin, ferner zwei Gummiarten und einen noch nicht näher bestimmten, durch Salzsäure sich gelb färbenden Körper. In dem kleinsten Partikelchen einer Gefässwand, das überhaupt noch deutlich gesehen werden kann, lassen sich durch Farbenreaction Cellulose, Coniferin, Vanillin und der durch Salzsäure sich gelb färbende Körper nachweisen. Da, wie ich schon in meiner technischen Mikroskopie (1867) nachwies, die verkorkten Membranen häufig auch verholzt sind, so ersieht man, dass die chemische Constitution derartiger Zellhäute eine noch complexere ist, als die der verholzten Zellhäute, indem zu all den schon genannten Substanzen noch das Suberin (im Wesentlichen Phellonsäure - Glycerinreste) sich gesellt. Jüngsthin habe ich in den Membranen jüngerer Peridermzellen (in den Zellen des »Saftperiderms«) neben dem Suberin auch Eiweiss nachgewiesen.

Aus den angeführten Daten ergibt sich, dass Zellhäute existiren, die aus einer grossen Zahl von chemischen Individuen zusammengesetzt sind. Ausnahmsfälle sind dies nicht, denn verholzte und verkorkte (d. i. suberinführende) Zellhäute kommen in den Pflanzengeweben ausserordentlich häufig vor. So tritt beispielsweise die Verholzung nicht nur in den Holzelementen auf; wie ich schon vor Jahren nachgewiesen habe, gibt es eine ungemein grosse Zahl von Pflanzen, deren Bastzellen mehr oder minder stark verholzt sind

(unter den Gespinnstfasern z. B. die Jute und der Hanf, die erstere ist stets sehr stark, der letztere meist nur schwach verholzt). Aber auch zahlreiche parenchymatische Gewebe sind als verholzt erkannt worden. Es ist immer eine schwierige Sache, um aus Geweben, die nur aus luftführenden Zellen bestehen, die also blos aus Zellhäuten zusammengesetzt sind, durch successiven Entzug der nebenher auftretenden Körper chemisch reine Cellulose zu gewinnen. Zahlreiche Reagentien müssen angewendet werden, bis alle »fremden« Bestandtheile entfernt sind und nur mehr reine Cellulose übriggeblieben ist. Nun ist es allerdings richtig, dass manche Zellhäute, namentlich die der mechanischen Zellen, durch einen hohen Gehalt an Cellulose ausgezeichnet sind; allein auch diese Thatsache wird überschätzt. Denn selbst die Bastzellen führen in der Regel neben der Cellulose noch eine beträchtliche Menge anderer Substanzen und nur in den Culturvarietäten der ausgezeichnetsten Faserpflanzen, z. B. in den besten Flachssorten, ist ein sehr hoher Cellulosegehalt nachgewiesen worden. Aber es ist eine Täuschung, wenn man glaubt, dass die Zellhäute aus den besten Flachsvarietäten abgeschiedener Bastzellen aus reiner Cellulose bestehen. Schon die Farbe des ungebleichten Flachses widerspricht dieser Angabe, und die Bastzellen eines solchen Flachses haben schon bei der Röstung zahlreiche chemische Individuen abgegeben, wie die bekannten Untersuchungen von Hodges und Kolb bewiesen haben. Der Rest wird erst bei der Bleichung der Faserproducte entfernt.[1]) Also auch die rohen Bastzellen der besten Flachs-

---

[1]) In der Bastfaser des gerösteten Flachses kommen neben Cellulose oft noch mehr als 10 Procent fremder Bestandtheile vor. Vergl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig 1873, pag. 364. Ueber die Natur dieser Körper ebendaselbst pag. 296, pag. 364 etc.

Herr Dr. Rud. Benedict, Professor an der Wiener technischen Hochschule, hatte die Güte, auf meine Veranlassung eine genaue Cellulosebestimmung des Flachses nach der Methode von Hugo Müller (Hofmann, Chemische Industrie, II. 27) in Gemeinschaft mit seinem Assistenten, Herrn Dr. Bamberger, auszuführen. Auf Grund der Untersuchung dreier verschiedener Sorten von reingehecheltem Flachs wurde gefunden, dass in 100 Th. des Materiales 75—85 Th. Cellulose mit circa 10 % Wasser oder 65·5—76·5 Th. trockene Cellulose enthalten sind.

Selbstverständlich ist auch dieser Cellulosegehalt noch zu hoch, da bei der

sorten enthalten neben der Cellulose nicht unerhebliche Mengen anderer, zumeist schwer löslicher oder schwer zerstörbarer Bestandtheile, obgleich sie durch Chlorzinkjod schön violett gefärbt werden.

Es ergibt sich somit aus den vorgeführten Thatsachen, dass die vegetabilischen Zellmembranen nicht aus Cellulose bestehen, sondern Cellulose enthalten und nebenher wohl stets zahlreiche Körper führen, so dass man die Zellhaut als ein chemisch complex zusammengesetztes Gebilde betrachten darf.

Mit den Fortschritten der Mikrochemie wird dieser Satz eine immer tiefere Begründung erfahren, wie man aus dem bisherigen Gange der Forschung schon abnehmen kann. Die verkorkte Membran erklärte man früher für Suberin, später für ein Gemenge von Cellulose und Suberin; wie viele chemische Individuen aber jetzt schon in solchen Membranen nachgewiesen werden können, wurde bereits oben angegeben. Wahrscheinlich kommen noch andere chemische Körper neben den schon nachgewiesenen in der Haut der Peridermzelle vor. Aehnlich so verhält es sich, wie früher auseinandergesetzt wurde, mit den verholzten Membranen, bezüglich welcher man früher nur zwei constituirende chemische Individuen annahm: Cellulose und Lignin.

Wenn wir nun über die chemische Zusammensetzung der vegetabilischen Zellmembranen derzeit noch sehr unvollständig unterrichtet sind, so können wir doch bereits mit Bestimmtheit aussagen, dass die an der Zellhautbildung Antheil nehmenden chemischen Individuen den beiden Hauptreihen der organischen Verbindungen, nämlich theils den aromatischen Reihen, theils den Reihen der Fettkörper angehören. Diese schon aus den angeführten Daten hervorgehende Thatsache ist von Wichtigkeit, weil sie lehrt, dass die herrschende Ansicht, der zufolge alle nicht infiltrirten Stoffe der Zellhaut durch chemische Umsetzung aus Cellulose entstehen,[1]) nicht richtig sein kann. Aus Cellulose kann man, um

Röste »Nichtcellulose« in nicht unerheblicher Menge, Cellulose hingegen nicht oder nur in verschwindend kleiner Menge zerstört wurde.

[1]) Siehe z. B. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum

nur von der verholzten und verkorkten Zellhaut zu sprechen, die Entstehung der beiden Arten von Holzgummi und, freilich schon sehr gezwungen, die Phellonsäure und das Glycerin ableiten, nicht aber die in solchen Membranen auftretenden aromatischen Verbindungen: Coniferin und Vanillin.

Mit einem Schlage klären sich nun die chemischen Verhältnisse der Zellhaut durch den Nachweis ihres Eiweissgehaltes. Es ist schon oben angemerkt worden, dass ich in Innenhäuten der Pflanzenzellen schon vor Jahren Eiweiss beobachtet habe. Ich habe später, zum Theile in Verbindung mit meinen Schülern, das häufige Vorkommen von Eiweiss in den vegetabilischen Zellhäuten nachgewiesen. Es wird sich aus den weiter unten mitgetheilten Thatsachen, denen zufolge die jugendliche Zellhaut protoplasmahaltig ist, ergeben, dass die jugendlichen Zellmembranen stets eiweisshaltig sind.

Das Auftreten der Eiweisskörper in der vegetabilischen Zellhaut ist nicht immer mit Leichtigkeit zu constatiren, ja in manchen Fällen ist dieser Nachweis bisher überhaupt nicht zu erbringen gewesen. Diese Unsicherheit bei Constatirung der in der vegetabilischen Zellhaut auftretenden Albuminate liegt in dem Umstande, dass nach unserer jetzigen Einsicht kein anderer Weg zur Auffindung dieser Substanzen führen kann, als die mikroskopische Untersuchung, welche uns zwingt, zur Nachweisung bestimmter chemischer Individuen uns solcher Reactionen zu bedienen, die in einer geänderten Färbung zum Ausdrucke gelangen. Das unter den Botanikern beliebtere Mittel ist aber die Tinction mit Pigmentlösungen, wobei angeblich die protoplasmatische Substanz ein so eigenartiges Verhalten darbieten soll, dass man aus demselben mit grosser Sicherheit auf die Anwesenheit von Eiweiss zu schliessen berechtigt sei.

Jeder in chemischen Dingen Bewanderte wird einräumen, dass derartige Tingirungsmethoden zum Nachweise chemischer Individuen möglichst zu vermeiden sind, so sehr sie auch für morphologische Zwecke sich geeignet erweisen mögen.

---

der Zellmembran. Abhandlungen der Senckenberg'schen Gesellschaft. Bd. XV. Frankfurt 1890, pag. 118.

Man versucht jetzt nicht nur Eiweisskörper durch Färbemittel nachzuweisen, sondern auch andere Substanzen, z. B. Cellulose. Es wird angegeben, dass man in dem Congoroth ein Mittel habe, um Cellulose in der Zelle zu erkennen.[1]) Es ist aber von anderer Seite gezeigt worden, dass das Congoroth dieselben Färbungen auch mit den verschiedenartigsten Schleimen gibt.[2]) Ich finde, dass chemisch reine Cellulose (dargestellt durch Fällung aus einer Lösung von Cellulose in Kupferoxydammoniak) nach vierundzwanzigstündigem Liegen in wässeriger oder weingeistiger Lösung des Congorothes und hierauf folgendem Auswaschen sich nur schwach färbt. Ein Gleiches gilt für chemisch reine, aus Pflanzenfasern (Baumwolle etc.) durch Reinigungsmittel dargestellte Cellulose. Hingegen werden junge und ausgewachsene Zellwände (auch verholzte) der verschiedensten Gewebe vergleichsweise stark durch Congoroth gefärbt. Chemisch reine Cellulose wird durch Grenacher's Hämatoxylin nach vierundzwanzigstündiger Einwirkung und späterem Auswaschen nur schwach gefärbt, (rohe) Baumwolle beträchtlich stärker und (rohe) Leinenfasern auffallend intensiv. Aehnlich so wirkt Boraxcarmin, nur ist die Wirkung desselben auf die chemisch reine Cellulose fast gleich Null. Ich erinnere hier auch an die bekannte Beobachtung von Nägeli und Schwendener, derzufolge Jodlösungen die vegetabilischen Membranen in sehr verschiedenem Grade tingiren.

Alle diese Wahrnehmungen bestätigen neuerdings die oben begründete Thatsache, dass die Wand, auch der jüngsten Pflanzenzellen, nicht reine Cellulose ist, sondern mehr oder minder reichlich andere Substanzen führt, denn diese sind es offenbar, welche die Aufspeicherung des Congoroth, des Hämatoxylin, des Boraxcarmin und des Jod in den angegebenen Fällen befördern. Und doch wollte man aus dem Verhalten junger Zellwände gegenüber dem Congoroth ableiten, dass diese aus reiner Cellulose bestehen, nämlich »Cellulosehäute« sind.

---

[1]) Siehe hierüber Klebs in den Arbeiten des botanischen Institutes zu Tübingen. Bd. II, pag. 369.

[2]) Heinricher, Zeitschrift für Mikroskopie. Bd. V (1888), pag. 343.

Ich finde, dass auch Zellkern und Protoplasma durch das Congoroth gefärbt werden,[1]) und zwar intensiver als chemisch reine Cellulose, weshalb es nicht unwahrscheinlich ist, dass die relativ starke Tinction junger Zellhäute auf einen Eiweissgehalt der letzteren zurückzuführen ist.

Es zeigen indess die verschiedenen Albuminate den Farbstofflösungen gegenüber ein sehr verschiedenes Verhalten, das aber für die ersteren nicht als charakteristisch anzusehen ist, da andere Körper ein gleiches Verhalten zu erkennen geben.

Es müssen deshalb die Farbstofflösungen, wenn es sich um den Nachweis bestimmter chemischer Stoffe handelt, mit besonderer Vorsicht angewendet werden.

Aber auch die Nachweisung der Eiweisskörper durch chemische Reactionen[2]) bietet viele, zum Theile unüberwindliche Schwierigkeiten. Vor Allem ist zu beachten, dass es kein Universalreagens auf Eiweiss gibt. Die Botaniker geben sich gewöhnlich mit der Millonschen oder Raspail'schen Reaction zufrieden und glauben, wenn diese Reactionen zutreffen, mit Sicherheit auf die Gegenwart von Albuminaten schliessen zu können. Das Eintreten der beiden genannten Reactionen weist aber nur auf einfach hydroxylirte aromatische Körper hin, welche allerdings stets in den Albuminaten auftreten, aber auch als solche und in anderen nicht eiweissartigen Körpern enthalten sind, so dass beispielsweise Fichtenharz die prachtvollste Raspail'sche Reaction gibt, und jede verholzte Zellmembran, auch wenn sie keine Spur von Eiweiss enthält, durch das Millon'sche Salz roth gefärbt wird. Um Eiweiss nachzuweisen, bleibt nichts Anderes übrig, als eine combinirte Reactionsmethode in An-

---

[1]) In Zellen, welche innerhalb der Haut Protoplasma, Kern und Stärkekörner führen, wird mit Ausnahme der letzteren Alles gefärbt.

[1]) Siehe hierüber hauptsächlich F. Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissensch. Bd. XCIV (1886). Ferner Wiesner, Ueber den Nachweis der Eiweisskörper in den Pflanzengeweben. Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. VI (1888).

wendung zu bringen. Die (einfach hydroxylirten) aromatischen Gruppen werden durch die beiden eben genannten Reactionen angezeigt; zum Nachweise der Fettkörpergruppen kann man sich der bekannten Biuretreaction (Kupfersulphat und Kali) oder der Krasser'schen Alloxanreaction, oder noch besser beider bedienen, da jedes dieser beiden Reagentien eine andere Atomgruppe anzeigt.[1])

Durch diese combinirte Reaction ist es nun schon in vielen Fällen gelungen, die Gegenwart von Eiweiss in der Zellhaut der verschiedensten Pflanzengewebe nachzuweisen. Doch auch diese Methode, mikroskopisch angewendet, lässt uns in nicht wenigen Fällen in Stich. Denn erstlich sind manche der Färbungen, welche bei dieser Reaction mit gewissen Eiweisskörpern erzielt werden, so schwach, dass sie mikroskopisch nicht angewendet werden können; zweitens ist die Menge der Albuminate in der Membran manchmal eine zu geringe, um selbst bei mittleren Vergrösserungen durch für das Auge noch erkennbare Färbungen erkannt werden zu können, und drittens heben manche nicht oder nicht leicht zu beseitigende, neben den Eiweisskörpern auftretende Substanzen die Farbenreaction der ersteren auf. Den ersten Punkt möchte ich durch das Verhalten der Pflanzenfibrine (z. B. des Maisfibrins) noch näher erläutern. Wird frisch bereitetes Maisfibrin in regelrechter Weise mit Kupfersulphat und dann mit Kali behandelt, so tritt eine schwach violette Färbung ein. Bringt man die gefärbte Substanz unter Mikroskop, so sieht man selbst bei schwacher Vergrösserung nichts mehr von der Färbung, woraus ersichtlich ist, dass zur Nachweisung des in den Zellen des Maisendosperms enthaltenen Fibrins die Kupferprobe nicht tauglich ist. Da die Alloxanreaction im Maisfibrin auch nur sehr geschwächt auftritt, so kann man diesen Körper in den Geweben nicht mit

[1]) Jüngsthin ist ein neuer erfolgreicher Schritt zur Vervollkommnung der combinirten Eiweissreaction unternommen worden. Es zeigte nämlich C. Reichl, dass mehrere Aldehyde (z. B. Benzaldehyd unter Mitwirkung von Ferrisulfat und Schwefelsäure) mit Eiweisskörpern charakteristische Farbenreactionen geben, welche im Eiweissmolecül wahrscheinlich das Skatol anzeigen. (C. Reichl und C. Mikosch, Ueber Eiweissreaction. Wien, Programm 1890.)

Sicherheit nachweisen. Wohl geben die aromatischen Gruppen dieses Albuminates gut ausgesprochene Farbenreactionen, z. B. mit Millon's Salz oder mit Zucker und Schwefelsäure (Raspail'sche Reaction); da aber, wie schon erwähnt, diese Reactionen auch rein aromatische Körper (z. B. Vanillin) und auch anderweitig gebundene aromatische Gruppen (z. B. Tyrosin) anzeigen, so lässt sich aus diesen Farbenreactionen die Gegenwart der Eiweisskörper nicht mit Sicherheit ableiten. In den stark verdickten Hyphen von *Polyporus fomentarius* gibt das Millon'sche Salz nur ein sehr zweifelhaftes Resultat, hingegen erzielt man durch Alloxan deutliche Färbungen. Hier wird also wohl ein Fettkörper des Eiweissmoleculs deutlich angezeigt, nicht aber die aromatische Atomgruppe; es ist also auch hier ein sicherer Nachweis in der Membran nicht durchzuführen. In diesem Falle lässt sich aber aus der Stickstoffmenge des Hyphencomplexes berechnen, dass die in denselben enthaltenen Eiweisskörper in dem ungemein engen Lumen der Zellen nicht Platz haben, also zum Theile in der Membran aufgespeichert sein müssen.[1])

Es geht eben mit dem mikrochemischen Nachweise der Albuminate in der Zellmembran nicht anders, als mit dem mikrochemischen Nachweise der Eiweisskörper in anderen Bestandtheilen der Zelle. Wie oft lässt sich in entschiedenem Protoplasma Eiweiss nicht nachweisen, welcher Umstand bekanntlich zu der Fabel vom »stickstofffreien Protoplasma« Anlass gegeben hat. Es bezweifelt heute Niemand mehr die Existenz der durch Tangl's höchst sorgfältige und wichtige Untersuchungen in den Vordergrund getretenen protoplasmatischen Verbindungen benachbarter Zellen. So oft diese Verbindungen auch untersucht worden sind, es hat keiner der zahlreichen Beobachter bisher in denselben die Existenz der Eiweisskörper durch chemische

[1]) Es beträgt die Menge der Eiweisskörper im wachsthumsfähigen Gewebe von *Polyporus fomentarius* über 10 Procent. Nach den Messungen des ausserordentlich engen Lumens der dieses Gewebe zusammensetzenden Zellen kann nur etwa der achte Theil des in demselben vorhandenen Protoplasmas im Hohlraume der Zelle Platz finden. Sieben Achtel der Protoplasmamenge haben mithin ihren Sitz in der Zellhaut. (Wiesner, Organisation der vegetabilischen Zellhaut, pag. 60 und 61.)

Reactionen nachgewiesen.[1] Die plasmatische Natur dieser Verbindungsfäden ist durch die Thatsache sichergestellt, dass durch dieselben Wund- und andere Reize fortgepflanzt werden.

In ganz jugendlichen Zellhäuten (Meristem der Vegetationsspitzen) ist Eiweiss stets direct und indirect nachweisbar; freilich erfordert die Dünnheit der Membran eine sehr genaue Prüfung. Der indirecte Nachweis lässt sich hier dadurch erbringen, dass man die jugendlichen Membranen peptonisirt und dann auf Cellulose reagirt. Die in der Zellmembran vorhandenen Eiweisskörper verhindern in sehr kleiner Menge nicht die Cellulosereaction durch Chlorzinkjodlösung; wenn sie aber, wie in ganz jungen Membranen, in grösserer Menge neben Cellulose vorkommen, so unterbleibt die Anzeige der letzteren durch das Reagens oder stellt sich erst nach längerer Zeit ein, bis nämlich das Chlorzink die Eiweisskörper zerstört hat. Peptonisirt man die jungen Zellhäute, wobei die Eiweisskörper in Lösung gehen, so tritt die Reaction auf Cellulose sofort ein.

Es scheint mir auch der Erwähnung werth, dass nach den Untersuchungen von Mikosch die Wände der Spaltöffnungs-Schliesszellen sehr schön die Aldehydreaction des Eiweiss zeigen (siehe Anmerkung auf pag. 147), nachdem die Untersuchungen Leitgeb's lehrten, dass gerade diese Zellen ihr Leben lange behalten und häufig noch mit aller Sicherheit als lebend befunden werden, wenn die umgebenden Oberhautzellen schon abgestorben sind.

Dass gerade in ganz jugendlichen und in entschieden lebenden Zellmembranen der Pflanzengewebe der Nachweis der Albuminate häufig gelingt, ist, wie sich alsbald herausstellen wird, von besonderer Wichtigkeit.

Ich will nun jene Thatsachen zusammenstellen, welche Zeugniss dafür ablegen, dass die Zellhaut der Pflanze ein lebendes Gebilde ist.

---

[1]) Die diesbezüglichen Versuche von Krasser (Sitzungsber. der kaiserl. Akademie der Wissensch., Bd. XCIV [1886], 1. Abth., pag. 152) ergaben durchaus negative Resultate. In Kienitz-Gerloff's ausführlichen Abhandlungen über das Symplasma (Bot. Zeitung 1891, Nr. 1—5) ist bezüglich des directen Nachweis von Albuminaten in den plasmatischen Verbindungsfäden der Gewebe nichts zu finden.

Der Eiweissgehalt ist für die Entscheidung der Frage, ob eine Zellhaut lebend oder todt sei, selbstverständlich noch nicht massgebend; denn wir finden thatsächlich Eiweiss auch in Membranen solcher Zellen, deren Plasma abgestorben ist, von welchen also angenommen werden darf, dass sie todt sind. Lebt aber die Haut, so muss sie Protoplasma enthalten, und somit auch Eiweisskörper, deren Nachweis indess, wie wir gesehen haben, nicht immer mit Sicherheit gelingt. Man muss sich also nach anderen Argumenten zur Constatirung des Lebens der Zellhaut umsehen.

Dass in der Zellhaut Protoplasma enthalten ist, geht schon aus den bekannten Beobachtungen Tangl's und seiner Nachfolger hervor, welche lehrten, dass die Protoplasmen benachbarter Zellen bei vielen Pflanzen durch Protoplasmazüge verbunden sind, mithin die Wand durchsetzen. Anfangs waren nur sehr wenige pflanzliche diese Verbindung zu erkennen gebende Objecte bekannt. Zahlreiche Beobachter haben dieses in physiologischer Beziehung sehr wichtige morphologische Verhältniss näher verfolgt, und heute kennt man bereits eine grosse Zahl von Gewächsen, welche in den verschiedensten lebenden Geweben Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen aufweisen.[1]) Wie ich aber schon in meiner Abhandlung über die Organisation der Zellhaut dargelegt habe, ist die die Wand der Zelle durchquerende sichtbare Protoplasmamasse nur ein specieller Fall des Auftretens von lebender Substanz in der Membran. Wie wir alsbald sehen werden, muss in jeder wachsenden Zellhaut lebende Substanz (Protoplasma) vorhanden sein, die sich aber meist der directen Wahrnehmung entzieht.

Auf die thatsächliche Anwesenheit des Protoplasmas in der Zellhaut wird man — ganz abgesehen von dem Auftreten von Eiweisskörpern in jugendlichen und älteren lebenden Zellen — durch das Verhalten der Zellhäute gegen sehr verdünnte Silberlösungen und ganz besonders durch die Erscheinungen des Lebens der Wand geführt.[2])

---

[1]) Siehe hierüber namentlich die ausführlichen und ergebnissreichen Untersuchungen von Kienitz-Gerloff l. c.

[2]) Einige Jahre nach dem Erscheinen meiner Abhandlung über die Organisation der Zellhaut, in welcher ich auf den Eiweissgehalt der Zellhäute aufmerksam

Was zunächst das Verhalten der vegetabilischen Zellhaut gegen verdünnte Silberlösungen anbelangt, so beziehe ich mich hierbei zunächst auf die bekannten Untersuchungen von Loew und Bokorny, welche lehrten, dass das lebende Protoplasma sich durch eine ausserordentliche Reductionsfähigkeit auszeichnet. Wenn man sehr verdünnte alkalische Silberlösungen (1 Gewichtstheil salpetersaures Silber auf 100.000 Gewichtstheile Wasser) auf lebendes Protoplasma einwirken lässt, so stellt sich alsbald in Folge der Anwesenheit von Aldehydgruppen eine Reduction des Salzes zu metallischem Silber ein. Je nach der Vertheilung des Silbers in dem betreffenden Objecte erscheint letzteres verschieden gefärbt. Gewöhnlich ist die Färbung eine schwarze oder graue; nur bei besonders feiner Vertheilung des Silbers eine violette oder zwischen gelb und rothbraun gelegene. Schwächer reducirend wirkende Körper, z. B. Zucker oder Gerbstoff, rufen eine Bräunung hervor. Es lässt sich nun in den Membranen zahlreicher, namentlich jugendlicher, aber auch anderer noch lebender Zellen nach der Löw-Bokorny'schen Methode die Gegenwart von lebendem Protoplasma oder, wie diese beiden Forscher sich ausdrücken, von »lebendem Eiweiss« constatiren. In manchen Fällen gelingt die Silberprobe nicht, z. B. in den Zellhäuten von *Spirogyra* und *Cladophora*. Der Grund hierfür mag derselbe sein, wie bei manchen Protoplasmen, die in Folge grosser Sensibilität rasch getödtet werden und dabei ihre Reductionsfähigkeit einbüssen.

Das Eintreten der Löw-Bokorny'schen Reaction ist allerdings kein absolut sicherer Beweis für das Vorhandensein lebenden Protoplasmas, da Aldehyde und überhaupt reducirende Substanzen in der Pflanze auch ausserhalb des Protoplasmas vorkommen; allein es darf diese Reaction als eine wesentliche Stütze der Ansicht, dass die junge, wachsende Membran lebendes Protoplasma enthält, angesehen werden, da gerade lebendes Protoplasma durch ausserordentliche Reductions-

machte und die Existenz des Dermatoplasma in der Zellhaut zu beweisen suchte, hat Fromann (Anat. Anzeiger 1887, Nr. 10) über denselben Gegenstand Beobachtungen angestellt und ist zu dem gleichen Resultate wie ich gelangt. Er gibt unter Anderem an, dass in den Membranen des Knollenparenchyms von *Cyclamen* das Protoplasma in Gerüstform auftrete.

fähigkeit ausgezeichnet ist und die Silberreduction sich in Membranen constatiren lässt, welche nach Ausweis anderer Reactionen weder Zucker, noch Gerbstoff, wohl aber häufig Eiweisskörper enthalten.

Die schwerwiegendsten Argumente für das Leben der Zellhaut sind in ihren Thätigkeitsäusserungen zu finden. Man hat bisher fast durchaus das Wachsthum der Membran und alle in ihr sich vollziehenden Veränderungen auf Vorgänge zurückgeführt, welche sich in dem von derselben umschlossenen Protoplasma, also im Cytoplasma, abspielen.

Die Annahme einer völligen Passivität der Zellhaut widerspricht aber schon manchen sehr naheliegenden Thatsachen. So ist wohl, nach meinem Dafürhalten, vom physiologischen Standpunkte beurtheilt, nichts widersinniger als die Vorstellung, dass ein lebendes, einheitlich wirkendes Gewebe oder ein lebendes Organ aus lebenden Protoplasmakörpern bestehe, die alle von einander durch todte Scheidewände getrennt sind. Vor zehn Jahren war diese Ansicht nicht nur die herrschende, es hat derselben, soviel mir bekannt, Niemand widersprochen. Seit Tangl's Entdeckung der protoplasmatischen Verbindung benachbarter Zellen wird diese Auffassung immer mehr und mehr, nämlich in dem Verhältniss eingeschränkt, als neue protoplasmatische Verbindungen aufgefunden werden. So sehr die strenge Methode zu billigen ist, welche nur das anerkennt, was durch die Thatsachen unwiderleglich bewiesen ist, so engherzig scheint mir das Verfahren, die Fortsetzung der Induction dort noch zu fordern, wo die Erfahrung schon auf anderem Wege zu einem allgemeinen Gesichtspunkte geführt hat, von welchem aus ein Gesetz auch dann schon begründet erscheint, wenn es auch nicht in jeder denkbaren Einzelnheit durch die Erfahrung bestätigt ist. An der plasmatischen Verbindung der Zellen eines lebenden Gewebes oder einheitlich wirkenden Organes in allen jenen Fällen zu zweifeln, in welchen diese Verbindung nicht durch die directe Beobachtung nachgewiesen ist, scheint mir so widersinnig, als wenn man bei einer eben entdeckten flüssigen Substanz das Vorhandensein der allen Flüssigkeiten zukommenden allgemeinen Eigenschaften so lange bezweifeln würde, bis nicht jede einzelne der-

selben durch das Experiment nachgewiesen ist. Ich betrachte die plasmatische Verbindung lebender Gewebe für eine solche Nothwendigkeit, dass ich ihre Existenz auch dann annehmen müsste, wenn sich das Vorhandensein der lebenden Substanz in der Zellmembran in keinem Falle direct nachweisen liesse.[1])

Ich will nun auf einige Verwachsungserscheinungen hinweisen, welche ohne Annahme von Hautplasma (Dermatoplasma) nicht naturgemäss zu erklären sind. Es verwächst die Haut der befruchteten Embryozelle mit der Wand des Embryosackes. Die Verbindung ist eine organische; der sich ausgestaltende Embryo wird durch diese Verwachsung mit den Geweben der Samenknospe in lebende Verbindung gebracht und von diesen aus ernährt. Durchschneidet man eine Kartoffel und verbindet man die getrennten Hälften, so verschwinden die verletzten Zellen und die darunterliegenden bilden neue Zellen, welche alsbald die frühere Schnittfläche begrenzen. Diese jugendlichen Zellen verwachsen untereinander.[2]) Die Verwachsung verbindet diese Zellen genau so untereinander, wie die im Gewebe liegenden Zellen mit einander verbunden sind. Genau durch dieselben Macerationsmittel trennen sich die verwachsenen und die im normalen Gewebeverbande liegenden Zellen. Die Membranen der verwachsenden Zellen sind eiweisshältig und nach Ausweis der Löw-Bokorny'schen Reaction lebend. Aehnliche Verwachsungserscheinungen kommen auch beim Oculiren, Copuliren und anderen derlei gärtnerischen Operationen vor. Nach den Untersuchungen von Leitgeb[3]) verschmilzt bei der Sporenbildung von *Riccia*, *Preissia* und anderen Lebermoosen die innerste Lamelle der Specialmutterzelle mit der äusseren Haut (Exine) der Spore und durch diese nachträgliche Vereinigung der gesondert entstandenen Häute entsteht die Umhüllung (Perinium) der reifen, von der Mutterpflanze sich lostrennenden Spore.

Wie hat man sich alle diese Verbindungen vorzustellen? Kann man annehmen, dass hier eine blosse Verklebung stattgefunden hat?

[1]) Vergl. die mit dieser Auffassung im Wesentlichen übereinstimmenden Bemerkungen bei Kienitz-Gerloff, Bot. Zeitung, 1891, pag. 22.

[2]) W. Figdor, l. c. p. 194.

[3]) Leitgeb, Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

Da die durch Verwachsung eingetretene Verbindung sich von der bei der Gewebebildung stattfindenden nicht unterscheidet, da die Zellen in lebende Verbindung treten und wie im normalen Gewebeverband befindliche sich verhalten, da ferner die Zellhäute vor und kurz nach der Verwachsung eiweisshaltig sind und die Löw-Bokorny-sche Reaction zu erkennen geben, so muss diese Verbindung ursprünglich getrennter Zellmembranen als ein Lebensact aufgefasst werden.

Vergegenwärtigt man sich die im Gewebeverbande stattfindende Zelltheilung, wo innerhalb einer behäuteten Mutterzelle nach der Theilung der Kerne und des Protoplasmakörpers eine neue Scheidewand entsteht, so kommt man wohl zu dem Resultate, dass die Angliederung der neuen Wand an die alte keine einfache mechanische sein könne, also nicht etwa eine Ankittung erfolge, wie dies die Appositionstheorie fordert. Da diese neue Wand mit den Theilen der Mutterzellhaut zu einer neuen Einheit verschmilzt, so kann diese Vereinigung nur eine organische sein, muss also auch als der Ausdruck eines Lebensactes aufgefasst werden.

Verfolgt man die Entstehung der Cambiumzellen eines Coniferenstammes, so ergibt sich, wie bekannt, dass die Tangentialwände dieser Elemente jünger sind als die Radialwände. An einem hundertjährigen Fichtenstamme besitzt die zuletztgebildete Cambiumzelle zwei Tangentialwände ungleichen Alters, die aber beide noch in der letzten Vegetationsperiode gebildet wurden. Die radialen Wände haben allerdings in der letzten Vegetationsperiode einen Zuwachs erfahren. Nimmt man aber an, dass diese Zellwände wie anorganische Gebilde durch Apposition (und nachträgliche Dehnung) wachsen, so müssten in diesen radialen Wänden noch Partien enthalten sein, welche vor 100 Jahren, Partien, welche vor 99 Jahren gebildet wurden u. s. w., bis auf jene Substanzmasse, welche in der letzten Vegetationsperiode angefügt wurde. Aber auch die Intussusceptionslehre muss, wenn sie mit der herrschenden Anschauung rechnet, der zufolge die Cellulose das erste Product der Zellhautbildung sei, annehmen, dass die Substanz der Zellhaut Jahr für Jahr durch ein Jahrhundert in die Radialwände der Cambiumzelle eingefügt wurde. Bezüglich des protoplasmatischen

Inhaltes wird Niemand eine so lange andauernde Beifügung neuer Substanz zugeben, weil man das Protoplasma als lebende Substanz betrachtet, welche fortwährendem Stoffwechsel unterlegen ist. Naturgemäss erscheint es wohl, statt blos dem Protoplasma Leben zuzuerkennen, die ganze Cambiumzelle als eine lebende Einheit zu betrachten, welche in allen ihren Theilen dem Stoffwechsel unterliegt, so dass die lebende Substanz der ganzen Zelle gleichen und jungen Datums ist. Diese Auffassung steht mit den schon angeführten Thatsachen über den chemischen Bestand und über das Wachsthum der Zellhaut wohl in besserem Einklange als die herrschende Lehre.

Würde das Wachsthum der Zellhäute stets gleichmässig erfolgen, so liesse sich die heutige Auffassung, der zufolge sich die Membran während des Wachsthums passiv verhält, und lediglich das von der Zellhaut umschlossene Protoplasma (Cytoplasma) bei der Membranbildung thätig ist, leicht hinnehmen. Aber sofort müssen Bedenken gegen diese Lehre entstehen, wenn man die Ungleichmässigkeit des Wachsthums beachtet. Ein ungleichmässiges Wachsthum der Zellhäute ist etwas ganz Gewöhnliches, und namentlich excentrische Wandverdickungen kommen in den Pflanzenzellen sehr häufig zur Ausbildung. Dieselben erreichen in den inneren (Cystolithen) und äusseren Vorsprungsbildungen (Warzen, Stacheln, Höcker u. dergl. an Haaren etc.) ihren Höhepunkt. Man vergegenwärtige sich beispielsweise einen Cystolithen aus dem Blatte einer *Goldfussia*. In der Regel erfüllt derselbe den ganzen weiten Hohlraum der Zelle, in welcher er entstanden ist. Mit einem der Beobachtung nur schwer zugänglichen und lange übersehenen kurzen, fadenförmigen Stiel haftet derselbe der Wand an, so dass man dieses Gebilde für einen Inhaltskörper der Zelle zu halten geneigt wäre. Aber die eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche über diese Cystolithen in meinem Laboratorium von Karl Richter angestellt wurden, zeigten, dass dieselben hier genau so entstehen, wie andere Cystolithen, nämlich sich als ausserordentlich stark excentrisch entwickelte Zellhautpartien erweisen. Bei *Goldfussia* wächst der Cystolith aus einem winzigen, man kann sagen punktförmigen, anfangs gar nicht erkennbaren Theil der Wand hervor,

sein Volum tausendfältig vergrössernd, während die übrige Partie der Wand mässig und gleichartig verdickt sich ausbildet und von den übrigen cystolithenfreien Zellen desselben Gewebes sich nicht unterscheidet. Dass dieses local ungemein gesteigerte Wachsthum der Wand unter Mitwirkung des Cytoplasmas erfolgt, soll nicht geläugnet werden, und auch die Beobachtungen G. Haberlandt's, nach denen der Zellkern das verstärkte Wachsthum der Wand an der Stelle, wo der Cystolith sich bildet, beeinflusst, sollen nicht in Abrede gestellt werden. Allein die der herrschenden Lehre entsprechende Ansicht, dass die Wand hierbei blos eine passive Rolle spiele, wird angesichts der Cystolithenbildung höchst bedenklich, und alle Bemühungen, vom Standpunkte der Appositions- und der Intussusceptionstheorie aus die Bildung dieser exorbitanten inneren Vorsprungsbildungen der Zellhaut zu erklären, sind gescheitert. Alle Schwierigkeiten, welche der Erklärung der Cystolithbildung entgegenstehen, verschwinden sofort, wenn man annimmt, dass in der wachsenden Wand lebende Substanz enthalten ist.

Auch die bekannten höchst merkwürdigen, von Pringsheim entdeckten, die Zelltheilungen der Oedogoniumarten begleitenden Vorgänge der Membranbildung[1]) werden mit einem Schlage verständlich, wenn man in der wachsenden Haut Dermatoplasma annimmt. Zur Veranschaulichung des activen Charakters der Zellhautbildung bei *Oedogonium* sei an die hierbei stattfindenden morphologischen Veränderungen erinnert. In der Nähe des oberen Endes einer sich zur Theilung anschickenden Zelle bildet sich eine starke ringförmige Membranverdickung, ein Zellhautring, oder wie man gewöhnlich unrichtig sagt, ein Cellulosering.[2]) Wenn nun unterhalb dieses Ringes durch Querwandbildung eine neue Zelle abgeschnitten wird, reisst die Membran über dem Ringe kreisförmig ein, wodurch die Zellhaut in ein kurzes oberes Stück, die »Kappe«, und ein langes unteres Stück, die »Scheide«, getheilt wird. Nun dehnt sich der Ring rasch zu einem breiten, cylindrischen Hautstücke aus, das im Momente

---

[1]) Siehe auch die neuen, höchst interessanten Details dieses Vorganges bei N. Wille, Algol. Mitth. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVIII (1887).

[2]) Die Zellmembran von *Oedogonium* enthält in Jugendzuständen Eiweiss, desgleichen der sogenannte Cellulosering. Krasser, l. c., pag. 146.

seiner Bildung noch keinen Anschluss an die »Kappe« hat, sich aber später mit dieser verbindet. Alle diese Vorgänge auf die Thätigkeit des Cytoplasmas zu stellen, erscheint wohl geradezu unannehmbar. Hingegen wird dieser ganze Hautbildungsprocess durch Annahme von lebender Substanz in der wachsenden Zellhaut verständlich. In welcher Weise das Dermatoplasma in diesem und in analogen Fällen beim Hautwachsthum betheiligt oder als hierbei mitwirkend zu denken ist, wird im nächsten Capitel erörtert werden.

Von hoher Wichtigkeit für die Grundauffassung des Wachsthums der Zellhaut sind die durch grosse Genauigkeit ausgezeichneten Untersuchungen Cramer's [1]) über das Wachsthum der verticillirten Siphoneen. Vor Allem bewies der genannte Forscher das überaus starke Membranwachsthum der Mantelscheiden dieser Algen, welches sich überall getrennt vom lebenden Cytoplasma vollzieht. Die erste Anlage der Mantelscheiden ist selbstverständlich auf Protoplasma zurückzuführen, aber da alsbald diese Membrantheile von dem Cytoplasma getrennt sind, da ferner die Zunahme der Membran im äussersten Falle (Mantelscheiden von *Neomeris Kelleri Cramer*) bis auf das 307fache der ursprünglichen Anlage steigt, ohne dass eine Abnahme des Lichtbrechungsvermögens der Hautsubstanz wahrnehmbar wäre, so kann diese Volumszunahme nicht blos Folge einer Quellung oder Dehnung sein, sie muss vielmehr als Wachsthum gedeutet werden. Es liegt auf der Hand, dass hier ein Wachsthum durch Apposition (vom Protoplasma her) vollkommen ausgeschlossen ist. Dies betont auch Cramer; er ist aber geneigt, das Wachsthum der Mantelscheiden auf Intussusception zurückzuführen, und stellt sich vor, dass die zur Wandbildung erforderlichen Baustoffe in gelöster Form in die Haut eintreten und sich daselbst unter dem Einflusse der Anziehungskräfte der schon vorhandenen Micellen zu neuen Micellen gestalten. Beträchtlich geringer als das Wachsthum der Mantelscheiden ist das Wachsthum der Mantelkappen der verti-

[1]) C. Cramer, Die verticillirten Siphoneen. Denkschriften d. Schweizerischen naturf. Gesellsch. Bd. XXX (1887) und Bd XXXII, 2 (1890).

cillirten Siphoneen; aber auch das Wachsthum dieser Membrantheile erfolgt getrennt vom lebenden Cytoplasma. Es kann, glaube ich, keinen schlagenderen Beweis für das active Wachsthum der Zellwand geben als das Wachsthum der Mantelscheiden und Mantelkappen der Siphoneen, weil bei demselben die directe Mitwirkung des lebenden Cytoplasmas ausgeschlossen ist. Die formbildenden Kräfte müssen hier in der Membran selbst liegen, mit anderen Worten, sie muss selbst lebende Substanz sein oder lebende Substanz enthalten.

Als Cramer diese für die Beurtheilung des Membranwachsthums sehr wichtigen Entdeckungen machte, versuchte er im Anschlusse an meine Beobachtungen über den Eiweissgehalt der Zellmembranen die Mantelkappen und Mantelscheiden der genannten Algen auf albuminöse Substanzen mittelst des Millon'schen Reagens zu prüfen. Cramer fand, dass nach der Entkalkung die Membranen verfliessen, ohne die Reaction merken zu lassen. Auch ich habe an dem von Herrn Prof. Cramer mir zugesendeten Materiale nur ein negatives Resultat erhalten. Daraus kann aber mit Rücksicht auf das über die Eiweissreactionen oben Mitgetheilte noch nicht der Schluss gezogen werden, dass die in Rede stehenden Membranen während ihres Wachsthums kein Plasma enthalten. Es scheint mir, dass das todte, vor der Reactionsvornahme erst zu entkalkende Materiale, dessen zarte Zellwände während der Behandlung mit den Reagentien fast ganz verfliessen, zu Studien über Eiweissgehalt der Zellhäute nur wenig geeignet ist.

Endlich möchte ich noch auf die Vorgänge bei der Thyllenbildung hinweisen, weil dieselben für das Leben der wachsenden Zellhaut aus mehrfachen Gründen sehr deutlich zu sprechen scheinen. Bei der Entstehung der Thyllen bildet häufig eine Tüpfelschliesshaut die erste Anlage; in diesem Falle wächst diese winzige Schliesshaut zu riesigen Dimensionen heran. Es tritt aber auch sehr häufig eine Verwachsung der sich entwickelnden Thyllen ein. Die hierbei entstandenen Membranen der Thyllen bilden, wie Molisch[1]) gezeigt

[1]) Molisch, Zur Kenntniss der Thyllen. Sitzungsber. d. kais. Akademie der Wiss. Bd. XCVII (1888), I. Abth. p. 276.

hat, Poren aus, welche so genau miteinander communiciren, als würden sie Zellen eines durch Theilung entstandenen Gewebes sein. Die Verbindung der ursprünglich getrennten Thyllen ist, wie man sieht, eine organische, die miteinander vereinigten Theile stehen, wie die Correspondenz der Tüpfelcanäle lehrt, in Wechselwirkung, in organischem Verbande. Alle diese Verhältnisse werden sofort verständlich, wenn man die Haut als lebend betrachtet, und bleiben völlig in Dunkel gehüllt, wenn das Cytoplasma als das bei der Membranbildung der Thyllen allein Wirkende angenommen wird.

Die vorgeführten, auf das Wandwachsthum Bezug nehmenden Thatsachen sprechen wohl mit grosser Deutlichkeit für ein Lebendsein der jugendlichen Zellhäute.

Die herrschende Ansicht über die Structur der vegetabilischen Zellhaut stützt sich auf die so häufig zu beobachtende Erscheinung der Schichtung und Streifung.

Die Zellhaut erscheint parallel zur Oberfläche geschichtet. Dieses Structurverhältniss wird als Schichtung bezeichnet. Die meisten Botaniker schliessen sich in Bezug auf das Zustandekommen der Schichtung der Ansicht Nägeli's an, welche bereits oben (p. 31) dargelegt wurde, und betrachten die Membran als ein Schichtensystem, in welchem wasserreiche Partien mit wasserarmen abwechseln. An dem factischen Vorhandensein von Schichten wird, so viel mir bekannt, von keiner Seite gezweifelt, wenngleich die Deutung ihres Zustandekommens auch nicht stets im Sinne Nägeli's erfolgt. Denn einige Botaniker betrachten die Schichten in Folge chemischer Unterschiede als optisch different, während Strasburger sie als getrennt aus dem Protoplasma sich durch Apposition hervorbildende Lamellen betrachtet, welche sich blos an den Contactflächen optisch differenziren sollen.

In Betreff der Streifung gehen aber in neuerer Zeit die Ansichten auseinander. Viele Botaniker betrachten auch dieses Structurverhältniss ganz im Sinne Nägeli's, nämlich als eine die erstgenannte Schichtung in zweifacher Richtung durchschneidende Lamellenbildung, welche gleichfalls auf einer Wechsellagerung wasserreicher und wasser-

armer Substanz beruhen soll. Aber schon einige ältere Autoren, z. B. Crüger[1]), sahen in der Streifung eine factische Faserung, eine Zusammensetzung aus feinen, parallel angeordneten, zumeist schraubenförmig — aber auch der Länge oder der Quere nach verlaufenden — Fäden oder Fasern. Diese Auffassung entspricht dem mikroskopischen Bilde besser als die Vorstellung Nägeli's, und es schien namentlich den Histologen der zoologischen Richtung befremdlich, dass die Botaniker das Auftreten von Fasern in der oft so deutlich fibrillär gebauten vegetabilischen Zellhaut perhorresciren.[2]) In neuerer Zeit haben sich, im Anschlusse an die sorgfältigen Beobachtungen Dippel's[3]), namentlich Strasburger[4]) und Krabbe[5]) auf Grund eingehender Studien über den Verlauf der Streifen für den fibrillären Charakter der Zellhaut ausgesprochen, also die Streifung auf das Auftreten wirklicher Fasern zurückgeführt.

Meine Auffassung der Zellstructur, welche ich im Anschlusse an meine früheren Beobachtungen (Organ. der Zellhaut) im Nachfolgenden näher begründen werde, weicht von der herrschenden Lehre und überhaupt von den Ansichten, welche in dieser Beziehung bisher geäussert wurden, wesentlich ab.

Man kann nämlich die Membran als geschichtet betrachten, man kann sie aber mit demselben Rechte als fibrillär gebaut ansehen. Sie besteht aber strenge genommen weder aus Schichten, noch aus Fibrillen, sondern aus Hautkörperchen (Dermatosomen), die in der Regel nicht vollständig gleichartig vertheilt, aber stets in bestimmter Weise angeordnet sind, und sich dann entweder zu Fibrillen, oder zu Schichten, oder zu beiden vereinigen können.

Die Nägeli'sche Theorie erfordert das jedesmalige Vorhandensein von Schichten und von zwei Streifensystemen. Thatsächlich ist oft die Schichtung oder eines von den Streifensystemen oder auch beide

---

[1]) Botan. Zeitung 1855, p. 601 ff.

[2]) Vgl. z. B. v. Ebner, l. c. pag. 224.

[3]) Abhandl. der Senckenberg'schen Nat.-Ges. Bd. XI (1879).

[4]) Zellhäute, p. 49 ff.

[5]) Krabbe in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII (1887) p. 354 ff.

nicht zu erweisen. Dieser factische Befund stimmt besser mit meiner Auffassung der Zellhautstructur überein. Denn nach dieser können Schichtung und Streifung vollständig fehlen, es kann aber auch blos Schichtung oder blos Streifung auftreten. Die Einzelnfälle hängen in erster Linie von der gegenseitigen Lagerung der Dermatosomen ab, können aber auch durch die Form der Dermatosomen mitbedingt sein.

Zur näheren Begründung meiner Auffassung der Zellhautstructur muss ich zunächst auf ein höchst merkwürdiges, von mir zuerst für wissenschaftliche Zwecke angewandtes Verfahren hinweisen, durch welches es gelingt, in der vegetabilischen Zellmembran tiefgreifende Structurveränderungen hervorzurufen. Ich meine das von mir schon früher genau beschriebene Zerstäubungs- (oder Carbonisirungs-) Verfahren [1]), welches in Folgendem besteht.

Die betreffenden Fasern oder Gewebe werden in verdünnte (etwa $^1/_2$- bis $2\,^0/_0$ige) Salzsäure (es werden auch andere Säuren oder saure Salze mit ähnlichem Erfolge angewendet) eingelegt, durch 24 Stunden in der Flüssigkeit belassen und nach Beseitigung der adhärirenden Flüssigkeit (z. B. durch starkes Abpressen zwischen Filterpapier) auf 50—60° C. erhitzt. Nimmt man die Salzsäure möglichst verdünnt, und erhitzt man bei möglichst niederer Temperatur, so bleiben die vegetabilischen Fasern und Pflanzengewebe in der Färbung ganz unverändert, bei Anwendung concentrirter Säure und höheren Temperaturen tritt rasch eine Bräunung oder Schwärzung ein. Die meisten vegetabilischen Gewebe zerfallen nach diesen Proceduren in eine überaus feine, staubige Masse. Je nach der Natur des Gewebes gelingt die Zerstäubung mehr oder minder rasch und mehr oder minder vollständig. Alle Meristem- und fast alle Dauergewebe lassen sich zerstäuben; sehr leicht Bast- und Parenchymzellen, schwie-

[1]) Organisation der veg. Zellhaut p. 29 ff. Das Zerstäubungsverfahren stimmt im Wesentlichen mit jener Fabricationsmethode überein, welche angewendet wird, um rohe oder gesponnene oder gewebte Thierwolle von vegetabilischen Verunreinigungen zu befreien. In der Praxis heisst dieses Verfahren »Entklettung«, »épaillage«, auch Carbonisirung, weil die bei dieser Procedur durch vollständige Zerstäubung zerstörten Pflanzentheile häufig ein kohliges Aussehen annehmen. Die animalischen Fasern bleiben bei der Carbonisirung völlig unverändert zurück. Siehe hierüber Wiesner in Dingler's Polytechn. Journal. 1876, p. 454 ff.

riger sind unverholzte dickwandige (Endosperm der Dattel und von *Phytelephas*) und verholzte dickwandige Gewebe (Herbstholz) zur Zerstäubung zu bringen. Die Zerstäubung gelingt hier oft erst nach monatelanger Einwirkung der Salzsäure, nachdem die Zellen aus dem Verbande getreten sind. Bei verkorkten und Pilzgeweben gelingt die Zerstäubung gar nicht.

Unter Mikroskop erscheinen die zerstäubten Gewebe als eine Unmasse von Zellhautfragmenten, welche aber sonst keine Veränderung erlitten zu haben scheinen. Aber durch Einwirkung bestimmter Reagentien tritt ein tiefgehender Zerfall dieser Hautstücke ein.

Zerstäubte Baumwolle bildet, unter Berücksichtigung der angegebenen Vorsichten gewonnen, ein überaus feines, schneeweisses Pulver. Die Zellmembranfragmente erscheinen wie querdurchschnittene Fasern. Lässt man auf diese staubige Masse concentrirte Schwefelsäure einwirken, so wird jedes Fragment in feine Fibrillen zerlegt. Fügt man hingegen dieses Reagens unveränderten Baumwollenfasern zu, so tritt eine Blätterung ein, die Faser erscheint geschichtet. Schliesslich werden sowohl die Schichten als die Fibrillen durch die Schwefelsäure aufgelöst. — Wirkt auf unveränderte Baumwolle Kalilauge ein, so quellen die Fasern stark auf und die an der unveränderten Zelle hin und wieder erkennbaren Structurverhältnisse der Haut werden noch undeutlicher. Ganz anders verhält sich die zerstäubte Faser bei der gleichen Einwirkung: die Fragmente erscheinen hier und dort feinfaserig und vielfach quer durchschnitten von Flächen, welche gegen die Queraxe der Zelle unter Winkeln von 20—30° geneigt sind und die wieder von Flächen geschnitten werden, welche die erstgenannten etwa senkrecht durchkreuzen.

Die zerstäubte Jutefaser (Bastfaser von *Corchorus capsularis*) ist, abgesehen von der Fragmentirung, von der unveränderten nur dadurch verschieden, dass sie von zahlreichen Querlinien durchsetzt erscheint. Lässt man auf diese Faser Kalilauge einwirken, so zeigt sie eine Erscheinung, welche die unveränderte Zelle nicht zu erkennen gibt und die überhaupt bis jetzt noch an keiner Pflanzenzelle beobachtet wurde: auf dem Objectträger mittelst Deck-

glas gequetscht, zerfällt sie in ausserordentlich dünne Scheiben. Am Rande dieser Platten erkennt man die in Körnchen zerfallenen Mittellamellen, in der Mitte das Lumen der Zelle. Die Scheiben erscheinen undeutlich geschichtet.[1] Ganz anders wirkt Schwefelsäure auf die carbonisirte Faser ein; letztere zerfällt in zur Axe parallele Blätter und nur hin und wieder in feinere Fasern.

Diese Beispiele zeigen vor allem Anderen neuerdings, dass die Nägeli'sche Ansicht, derzufolge die Structuren der Zellhaut (Schichtung und Streifung) lediglich auf einer Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Substanz beruhen, nicht richtig sein kann, indem durch Mittel, welche nicht einfach als wasserentziehend oder wasserzuführend betrachtet werden können, vielmehr bestimmte chemische Wirkungen hervorbringen, die prachtvollste Schichtung und Streifung zum Vorschein kommt.

Angesichts der vorgeführten Veränderungen, welche die Fasern nach Vornahme verschiedener chemisch wirkender Proceduren erlitten haben, muss man sich wohl die Frage vorlegen: sind Schichtung und Streifung primäre Structurverhältnisse?

Die wahre Structur der Zellmembran wird unserem Verständnisse näher gebracht, wenn man die zerstäubten Membranen in anderer als der früher angegebenen Weise behandelt. Lässt man auf dieselben abwechselnd Kalilauge und Salzsäure wirken, indem man nach Anwendung jedes der beiden Reagentien zuerst gut mit Wasser auswäscht, und übt man auf die Zellen sodann einen Druck aus, so zerfallen die Wände in feine Fibrillen und diese hierauf in überaus feine, rundliche Körnchen. Diese kleinen Gebilde sind die Hautkörperchen

[1] Ich habe diese Querlamellirung der Bastzelle der Jute schon in meiner Schrift »Organisation der Zellhaut« p. 39 beschriebe. Später hat Krabbe (Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 18 (1887) p. 409 ff.) an den Bastzellen der Apocyneen eine feine Querstreifnng beobachtet, welche er entsprechend ihrer räumlichen Ausbildung als Querlamellirung bezeichnet. Er führt dieselbe auf eine Wechsellagerung von substanzreichen und substanzarmen Querschichten der Zellhaut zurück. Diese Querlamellirung ist nach Krabbe's Auffassung das Product einer nachträglichen Differenzirung. Offenbar ist diese Structur identisch mit jener, welche ich an der Jutebastzelle aufgefunden habe.

oder Dermatosomen, durch deren Vereinigung die Fibrillen zu Stande kommen, und diese reihen sich in der Richtung der Oberfläche der Zelle zu dem zusammen, was man bisher immer als Schichtung bezeichnet hat. Sie vereinigen sich in der Jutefaser zu den oben beschriebenen Querplatten.

Man kann also in der That mit dem gleichen Rechte, mit dem man die Zellhaut als geschichtet betrachtet, dieselbe auch als fibrillär gebaut ansehen. Mit dem gleichen Rechte kann man sie aber auch in gewissen Fällen als einen Stoss genau übereinander liegender Querscheiben betrachten. Aber strenge genommen besteht sie weder aus Schichten noch aus Fasern, noch, wie die carbonisirte Jutefaser annehmen liesse, aus übereinander liegenden Lamellen, sondern sie setzt sich aus eigenthümlichen Hautkörperchen zusammen, die sich nur je nach ihrer gegenseitigen Lagerung und Verbindung zu Fibrillen oder zu Schichten oder zu Lamellen vereinigen.

Die Analyse der vegetabilischen Zellhaut führt somit zu einem ähnlichen Resultate, wie das Studium der quergestreiften Muskelfaser. Bezüglich der letzteren blieb es lange strittig, ob sie aus Scheiben (Bowman's discs) oder aus Fibrillen zusammengesetzt sei, bis die genauesten Untersuchungen das Resultat ergaben, dass, je nach den Einwirkungen, welchen die sarcous elements ausgesetzt sind, z. B. durch absoluten Alkohol, durch Essigsäure etc., diese Elemente der Muskelfasern sich zu Scheiben oder Fasern formiren. Die genannten Scheiben und Fibrillen sind ebenso als secundäre Formbestandtheile der quergestreiften Muskelfaser zu betrachten, wie die Schichten, Streifen (Fibrillen) und Scheiben der vegetabilischen Zellhaut.

Ausser dem angeführten Verfahren lassen sich die Dermatosomen noch auf andere Weise gewinnen. Am schönsten gelingt der Zerfall der Membran in Hautkörperchen durch Anwendung von Chlorwasser. Dasselbe muss oftmals erneuert werden. Nach wochenlanger Einwirkung gelingt die Isolirung der Dermatosomen unter Anwendung von nur sehr schwachem Drucke. Ich möchte auch noch bemerken, dass durch Einwirkung von Salzsäuredämpfen die Carbonisirung nicht

nur vollständig gelingt, sondern auf diese Weise die Zerlegung in Dermatosomen noch besser vorbereitet wird als durch die gewöhnliche Salzsäure in den oben genannten Concentrationen.

Durch Chlor lassen sich nach langer Einwirkung auch die Korkzellwände in Dermatosomen zerlegen.

Die Hyphen der Pilze setzen der Einwirkung des Chlors einen grösseren Widerstand entgegen als, meinen Erfahrungen zufolge, alle übrigen Pflanzengewebe. Bast-, Holz-, Parenchym- und Sklerenchymgewebe sind schon vollständig der Wirkung des Chlorwassers verfallen, wenn die Hyphen (z. B. aus dem Fruchtkörper von *Polyporus fomentarius*) noch fast unverändert erscheinen. Nach monatelanger Einwirkung des Chlorwassers erscheinen die Hyphen gequollen, innerhalb derselben treten die Innenhäute mit ungemeiner Schärfe hervor. Mit der Zeit wird die ganze Pilzmasse gelatinös, und schliesslich bleiben nur mehr die Innenhäute zurück. Wenn man in den verschiedensten Zwischenstadien durch Druck oder durch die combinirte Wirkung von Druck und Reagentien Dermatosomen zu isoliren versucht, so sieht man allerdings in der sich vertheilenden Masse kleine Körperchen suspendirt; die vergleichende Betrachtung lässt aber keinen Zweifel darüber aufkommen, dass diese Körperchen nichts anderes als Querstücke der Innenhäute sind. Da nun die Pilzzellwände (von *Polyporus* und *Daedalea*) nach dreiwöchentlicher Behandlung mit Chlorwasser durch später folgende Einwirkung von Chlor oder Salzsäure sehr deutlich geschichtet erscheinen, die Schichtung aber auf Anwesenheit von Dermatosomen schliessen lässt, und da überhaupt anzunehmen ist, dass die Membran der Pilzzelle nicht anders als die der übrigen Pflanzenzellen gebaut ist, so wird man zu der Ansicht gedrängt, dass die Pilzzellhaut wohl auch aus Dermatosomen besteht, dass sich aber dieselben wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit der directen Beobachtung entziehen. [1])

[1]) Das Verhalten der Pilzzellhaut, nach Chlorirung und späterer Einwirkung von Chrom- oder Salzsäure geschichtet zu erscheinen, im Zusammenhalte mit der Thatsache, dass die Dermatosomen dieser Zellhäute nicht sichtbar zu machen sind, lässt wohl nur die Deutung zu, dass einzelne Schichtencomplexe der Zellhaut von den benachbarten im chemischen Verhalten differiren.

Am schönsten gelingt die Zerlegung der Zellhaut in Dermatosomen, wenn man regelrecht zerstäubte Baumwolle durch 14 Tage mit Chlorwasser behandelt. Die Faserfragmente derartig vorbereiteter Baumwolle unterscheiden sich im Aussehen gar nicht von unverändertem und von blos zerstäubtem Materiale. Wenn man nun auf die vorbehandelte und in Wasser präparirte Masse einen ganz leisen Druck ausübt, so erscheint jedes Fragment in der mannigfaltigsten Weise zerklüftet. Durch Wiederholung dieses Verfahrens wird die Faser zuerst in ein Haufwerk von Fasern verwandelt und schliesslich in Dermatosomen aufgelöst. Da man bekanntlich nur durch sehr starke mechanische Angriffe die unveränderte Baumwollenfaser zu verletzen im Stande ist, so ist zu ersehen, welcher tiefe Eingriff in die Structur durch das mitgetheilte Verfahren erfolgt.

Ehe ich den Versuch unternehme, die Gruppirung und Verbindung der Dermatosomen in der Zellhaut zu erörtern, dürfte es sich empfehlen, die Entstehung der Zellhaut zu verfolgen.

Dass die Membranbildung vom Protoplasma ausgeht, hält man für etwas Selbstverständliches. Diese Entstehungsweise tritt uns in vielen Fällen unmittelbar entgegen, am anschaulichsten wohl bei der Behäutung von Primordialzellen und bei der Karyokynese solcher Zellen, welche sich mit Häuten umkleiden. Betrachtet man aber die Sprossung der Hefe, so erscheint uns bei unbefangenster Beurtheilung ein Stück der Haut der Mutterzelle als Anlage der Haut der Tochterzelle.[1])

Dass bei der Behäutung von Primordialzellen die Substanz des Protoplasmas in die Membranbildung eintritt, ist etwas Selbstverständliches, ob aber die Haut von dem Protoplasma ausgeschieden wird, wie H. v. Mohl lehrte, oder ob das Protoplasma sich direct in die Haut umsetzt, wie Pringsheim zuerst angegeben hat, ist eine noch immer controverse Sache.

Die alte Lehre von der Cellulosehaut ist mit diesen beiden Anschauungen zu vereinbaren; denn im ersten Falle kann man sich

---

[1]) Wiesner, Organisation der vegetab. Zellhaut. l. c. p. 46 ff.

vorstellen, dass ein mit der Cellulose isomeres Kohlenhydrat ausserhalb des Protoplasmas angesammelt und hier in Cellulose umgewandelt wird, im letzteren Falle kann man hingegen annehmen, dass die Cellulose von den Eiweisskörpern des Protoplasmas abgespalten wird oder überhaupt durch eine chemische Umsetzung aus diesen Substanzen hervorgeht.

Ganz anders gestaltet sich aber die genetische Beziehung zwischen Protoplasma und Membran, wenn man beachtet, dass die Haut ein lebendes Gebilde ist, welches Protoplasma und somit auch Eiweisskörper enthält. Nunmehr wird es klar, dass die Ausscheidungstheorie unhaltbar ist und dass man gezwungen ist, der Pringsheim'schen Idee zu folgen, welche die directe Umbildung des Protoplasmas in Haut ausspricht. Nunmehr stehen aber die bei der Sprossung der Hefe stattfindende Zellhautbildung und analoge Fälle jenen Formen der Membranentstehung, wo die Anlage der Haut sichtlich aus dem Protoplasma erfolgt, nicht mehr so schroff gegenüber. Denn wenn die Haut Protoplasma führt, so ist sie als solche zum Wachsthum befähigt. Man wird sich die — wie ich glaube — ganz naturgemässe Vorstellung bilden können, dass sich die aus einem Membranstück betehende Anlage einer Hefezelle durch den Besitz von Protoplasmas (Dermatoplasma) schon in jenem Zustande befindet, in welchem eine aus dem Protoplasma sich differenzirende Membran erst später gelangt. nachdem sich das ursprüngliche Plasma der Primordialzelle in der Peripherie in todte Hautsubstanz (Cellulose etc.) und Hautplasma gesondert hat.

Directe Beweise dafür, dass die erste Wandanlage sowohl bei der mit Karyokinese verbundenen Gewebebildung als bei der Weiterentwicklung von Primordialzellen einen durchaus protoplasmatischen Charakter an sich trägt, sind zuerst von Schmitz[1]) und sodann von Strasburger[2]) erbracht worden. Namentlich Strasburger hat sich mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigt. Er fand, dass an den

[1]) Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. Bonn. 6. Dec. 1880.

[2]) Ueber Bau und Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

Grenzen der Primordialzellen (z. B. im Embryosacke von *Agrimonia Eupatoria*) die Anlage der Wand aus kleinen protoplasmatischen Körnchen bestehe, und dass ein Gleiches auch nach der Kerntheilung in Zellen stattfinde, welche durch gewöhnliche Theilung sich fortpflanzen. Strasburger hielt diese Körnchen anfänglich für Kohlenhydrate (Stärke, Cellulose), überzeugte sich aber später von ihrem protoplasmatischen Charakter durch Tinctionen und Eiweissreactionen.

Diese Körnchen sind häufig, in Reihen geordnet, zu Fäden verbunden, und es kann nach diesem Befunde nicht zweifelhaft sein, das in den Fällen, welche wir hier im Auge haben, die Anlage der Zellhaut eine plasmatische ist. Es ist eine durchaus gerechtfertigte Annahme, der protoplasmatischen Hautanlage jene Structur zuzusprechen, welche dem Protoplasma überhaupt zukommt, also vor Allem eine Zusammensetzung aus Plasomen.

Die die Hautanlage bildenden Plasmakörnchen verschwinden häufig. Da nun in den Zellhäuten später Dermatosomen auftreten, welche ja nicht spontan entstehen, sondern aus Plasomen hervorgehen, so betrachte ich die genannten Plasmakörnchen als Plasomen (oder Plasomgruppen), welche bei ihrer Theilung zu verschwinden scheinen, nämlich wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit selbst bis den stärksten Vergrösserungen nicht mehr wahrzunehmen sind, aber nach dem Aufhören der Theilung heranwachsen und als Dermatosomen wieder in Erscheinung treten.

Auch während der Weiterentwicklung der Zellhaut treten in manchen Fällen bestimmt angeordnete Protoplasmakörnchen auf die nach meiner Auffassung mit den Dermatosomen in genetischem Zusammenhange stehen. So z. B. bei der Entwicklung der Tracheïden im Holze der Coniferen, wo diese Plasmakörnchen die Lage der späteren »Streifen« der Zellhaut einnehmen.[1]

Ein besonders klarer Fall der Umbildung von Plasmasubstanz in Zellhaut ist in jüngster Zeit an den Wurzelhaaren (Rhizoïden) von

[1] Strasburger, Zellhäute, p. 51. Daselbst auch zahlreiche einschlägige Beobachtungen von Crüger, Hofmeister, Dippel und Schmitz.

Chara foetida durch Zacharias[1]) bekannt geworden. An den Spitzen der genannten Rhizoiden treten eigenthümliche, relativ starke, oft ganz unregelmässige Verdickungen der Zellhaut auf, deren Hervorgehen aus kleinen, dem Protoplasma angehörigen Körnchen nach den Angaben des genannten Forschers keinem Zweifel unterliegt. Diese Plasmakörnchen erscheinen in unmittelbarer Nähe der Membran. Ihre Zahl nimmt beträchtlich zu (wie wohl anzunehmen ist in Folge von Theilung) und nunmehr erfolgt an der Innengrenze der Zellhaut ein Ansatz von Körnchen, welche sich in Stäbchen umwandeln, die bei der weiteren Entwicklung der Verdickungsmasse gegen die äusseren Hautschichten zu undeutlicher werden.

Zacharias lässt es unentschieden, ob diese Körperchen plasmatische Substanz sind; da aber aus diesen Körnchen sich später Stäbchen hervorentwickeln, sie also die Anlagen dieser Gebilde darstellen, so ist an deren plasmatischem Charakter kaum zu zweifeln. Nach der Darstellung des genannten Autors nimmt an dem Aufbaue der Zellhautverdickung jedenfalls plasmatische Substanz Antheil, denn der Autor sagt ausdrücklich, dass man zwischen den Stäbchen in gewissen Entwicklungsstadien der Zellhaut Plasmafortsätze erkenne.[2])

Aus den von Zacharias angestellten Beobachtungen lässt sich wenigstens für gewisse Fälle ein netzartiger Bau der Zellhaut ableiten. Aus den eben erwähnten Körnchen bilden sich nämlich entweder Stäbchen hervor, welche senkrecht zur Oberfläche der Zelle gestellt sind, oder es entstehen aus den Körnchen feine Fäden, welche netzartig verbunden sind. Sowohl die parallel angeordneten als die netzartig verbundenen Stäbchen sind anfangs durch feine Protoplasmafortsätze geschieden, später liegen sie in einer homogenen Grundsubstanz, mit der sie mehr oder minder vollständig verschmelzen. Regel ist wohl, dass die innersten (jüngsten) Partien der Stäbchen noch deutlich unterscheidbar sind, während die äusseren in der homogenen Grundmasse verschwinden. Es kann aber auch eine mittlere

---

[1]) Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XX (1889).

[2]) l. c. pag. 123.

Partie der Zellhaut körnig oder aus Stäbchen zusammengesetzt erscheinen, während die darüber und darunter liegenden Schichten der Zellhaut den Eindruck vollständiger Homogenität hervorrufen.

Die von Zacharias ausgeführten Untersuchungen lehren also zunächst, dass in gewissen Fällen ein stäbchen- beziehungsweise netzförmiger Bau der Haut nachweisbar ist, sodann, dass geformte Theile des Protoplasmas in die Hautbildung eintreten, endlich, dass in jungen Entwicklungsstadien innerhalb der Haut Protoplasma vorkommt, welches mit dem benachbarte Zellen verbindenden Symplasma nicht identisch ist, aber gleich diesem eine Form des Hautplasmas (Dermatoplasma) repräsentirt.

Ein anderer Fall des netzförmigen Baues der Zellhaut ist von Klebs[1]) entdeckt worden. Er fand, dass die äusseren Membranschichten der Zygnemen, die er wegen ihres gelatinösen Charakters als Gallertscheiden bezeichnete, eine eigenthümliche Structur besitzen. In einer homogenen Grundmasse erscheinen feine Stäbchen eingebettet, welche, in bestimmter Weise orientirt, entweder untereinander nahezu parallel angeordnet sind und auf der Oberfläche der Membranen senkrecht stehen, oder sich untereinander in netzartiger Verbindung befinden. Diese linearen Elemente sind von der Grundsubstanz nicht nur durch ihre Dichte, sondern auch durch grössere Anziehung für Farbstoffe und andere Körper unterschieden. Nach den eingehenden Untersuchungen des genannten Forschers ist nicht daran zu zweifeln, dass die Structureigenthümlichkeiten der Gallertscheiden der Ausdruck einer bestimmten Organisation und nicht das Product der einwirkenden Reagentien sind.

Sehr interessante Beobachtungen über die Zusammensetzung der Zellhäute von *Derbesia* und anderen Algen hat Noll[2]) angestellt.

---

[1]) G. Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen aus dem botan. Institute zu Tübingen, herausgegeben von Pfeffer, Bd. II (1886—88) p. 333 ff.

[2]) F. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforsch. Gesellschaft. Bd. XV (1890), p. 101 ff.

Er fand, dass diese Zellhäute nach Behandlung mit Schwefelsäure nicht einfach in diesem Reagens verfliessen, sondern in eine feinkörnige Masse zerfallen, welche eine grosse Aehnlichkeit im Aussehen mit dem von den betreffenden Membranen umschlossenen Cytoplasma zu erkennen gibt, sich von demselben aber dadurch unterscheidet, dass die Membransubstanztheile nicht regellos nebeneinander liegen, sondern reihen- und schichtenweise angeordnet erscheinen. Noll findet eine Aehnlichkeit des mikroskopischen Bildes der zerfallenden *Derbesia*-Membranen mit jenem, welches die »Wiesner'schen Dermatosomen« nach dem Carbonisirungsverfahren zeigen. [1])

Hält man die angeführten, von Zacharias, Klebs und Noll angestellten Beobachtungen über den feinen Bau der vegetabilischen Zellhaut der herrschenden Lehre und den von mir eingeführten Anschauungen über Bau und Chemismus der Membran gegenüber, so wird man wohl zugeben, dass die genannten Wahrnehmungen mit meinen Ansichten besser übereinstimmen, als mit den heute fast noch allgemein geltenden, und namentlich decken sich Noll's Angaben mit den meinen nahezu vollständig, da dieser Forscher auf Grund seiner Beobachtungen nicht nur das Auftreten von Protoplasma in der Wand und deren Zusammensetzung aus körnigen Gebilden annimmt, sondern auch einräumt, dass das Wachsthum der Wand von deren Protoplasma ausgeht. [2])

[1]) Während des Druckes machte mich Herr Professor Mikosch mit einigen höchst interessanten Beobachtungen über den feineren Bau der Bastzellen von *Apocynum Venetum* bekannt, welche mit meiner Auffassung des Baues der vegetabilischen Zellmembran vollständig harmoniren, nach der herrschenden Lehre aber nicht verständlich zu machen sind.

Die äusseren Wandpartien dieser Bartzellen scheinen den normalen Schichtenbau zu haben, die inneren hingegen erscheinen aus feinen radial angeordneten Stäbchen zusammengesetzt. Auf Zusatz von Kupferoxyd-Ammoniak treten diese Stäbchen anfänglich mit grösserer Schärfe hervor, zerfallen aber später in einfache Reihen ungemein scharf hervortretender Körnchen. Durch Behandlung mit Schwefelsäure zerfällt die ganze Zellhaut vollständig in feine, reihenweise angeordnete Körnchen. Die mit den genannten Reagentien behandelten Bastfasern von *Apocynum Venetum* gehören zu den schönsten Dermatosomen-Präparaten, die ich gesehen habe.

[2]) l. c. p. 141. bemerkt der Autor, dass bei der Bildung der »Celluloselamelle« ein Intussusceptionsvorgang thätig sei, der im Protoplasma seinen Sitz hat, nicht

Es entsteht nun die Frage, in welcher Weise die Dermatosomen untereinander in Verbindung stehen. Durch directe Beobachtung ist diese Frage nicht zu beantworten. Dennoch lässt sich zeigen, dass die Dermatosomen nicht, wie dies Nägeli bezüglich der Micelle voraussetzt, durch gegenseitige Anziehung aneinander haften, vielmehr bestimmte Substanzen die Vereinigung vermitteln müssen.

Es lassen sich nämlich die Bindungen der Dermatosomen lösen, und zwar theils auf mechanische, theils auf chemische Weise. Kocht man eine Kartoffel, so zerfällt das Grundgewebe glatt in seine Elemente; kocht man hingegen einen dünnen, durch die Kartoffel geführten Schnitt, so lösen sich die Zellmembranen nicht aus dem gegenseitigen Verbande. Aus diesen beiden Versuchen ist zu ersehen, dass die Aufhebung des Verbandes der Zellen beim Kochen der Kartoffel in Wasser nicht durch Auflösung erfolgt. Dieselbe wird vielmehr durch den radialen Druck bewirkt, den die innerhalb der Zellhäute quellenden Stärkekörner ausüben; die Zellhäute werden gedehnt und gehen dort aus dem Verbande, wo die Cohäsion am geringsten ist, d. i. in der Mitte der Mittellamelle. An dieser Stelle sind offenbar die Dermatosomen am schwächsten gebunden. Behandelt man ein Stück Holz mit Chromsäure, so zerfällt es in seine zelligen Elemente; noch rascher geschieht dies, wenn man einen dünnen Schnitt nimmt, woraus sich ergibt, dass die Chromsäure die Bindung der Dermatosomen an den Zellgrenzen durch Auflösung herbeiführt. Wenn man das Gewebe des Hollundermarks oder des Flaschenkorks mit Chlorwasser behandelt, so werden sie gebräunt und später entfärbt, lösen sich aber nicht aus dem gegenseitigen Verbande. Fügt man in diesem Stadium der Einwirkung des Chlorwassers Kalilauge zu dem Gewebe, so zerfällt es augenblicklich in seine zelligen Bestandtheile. Durch die chemischen Einwirkungen des Chlors und des Kali werden die Bindungen gelöst, welche die Dermatosomen benachbarter Zellen miteinander vereinigten. Man kann bekanntlich schliesslich fast alle Gewebe durch bestimmte

---

aber in einer festen und todten Zellenmembran, wie es die Nägeli'sche Intussusceptionstheorie lehrte.

Proceduren in ihre Zellen zerlegen. Wie aus den angeführten Beispielen erhellt, ist diese Loslösung der Zellen entweder ein mechanischer oder ein chemischer Vorgang. Da bei diesen Proceduren die Zellen sich trennen, ihre Membranen aber noch ihren inneren Zusammenhang bewahren, so ist zu ersehen, dass die Dermatosomen an den Zellgrenzen lockerer gebunden sein müssen als innerhalb der Zellhaut.

Aber auch innerhalb einer Zellhaut ist die Bindung der Dermatosomen eine verschiedene. Indem man beispielsweise eine Membran in »Schichten« zerlegt, wofür oben Beispiele angeführt wurden, sind jene Bindungen der Dermatosomen gelöst worden, durch welche die »Schichten« untereinander gebunden sind. Es wurde früher gezeigt, dass Zellhäute durch gewisse Mittel in »Schichten«, durch andere in Fibrillen zerlegt werden können. Daraus ergibt sich, dass die Dermatosomen innerhalb einer Zellhaut in verschiedener Weise gebunden sind. Das schliessliche Zerfallen einer Zellhaut in Dermatosomen ist ja im Grunde genommen nichts Anderes als eine Aufhebung aller Bindungen der Hautkörperchen einer Membran.

Wenn nach erfolgtem Carbonisiren und daran sich reihender Einwirkung von Kalilauge und Druck eine Jutefaser in Scheiben zerlegt wird, so ist dies nur zu erklären durch die Aufhebung jener Bindungen, welche die Scheiben miteinander vereinigen. Innerhalb der Scheiben bleiben aber die Dermatosomen fest vereinigt. Lässt man auf die carbonisirte Jutefaser abwechselnd Salzsäure und Kali einwirken, so gelingt es, wenn man noch durch Druck nachhilft, einen Zerfall der Zellhaut in Dermatosomen herbeizuführen. Es sind hiebei durch die Salzsäure andere Bindungen gelöst worden, als durch das Kali. Freilich gelingt es hier durch lange anwährende Einwirkung von Chlorwasser, die Haut der Jutezelle in Dermatosomen zu zerlegen; dies beweist aber nicht, dass alle Bindungen gleichartig seien, sondern lehrt nur, dass die Substanzen, welche die Dermatosomen miteinander vereinigen, schliesslich durch Chlor zerstört werden.

Wie hat man sich die Bindungen der Dermatosomen innerhalb der Zellhaut vorzustellen? Da mit der fortschreitenden Zerlegung

der Zellhaut in Dermatosomen der relative Gehalt an Cellulose zunimmt und in den freigewordenen Dermatosomen neben Cellulose keine andere Substanz sich nachweisen lässt, so muss angenommen werden, dass jene Substanzen, welche in der Zellhaut als »Nichtcellulose« auftreten, hauptsächlich zwischen den Hautkörperchen gelegen sind und mithin die Bindesubstanz repräsentiren. Da die Haut aus Protoplasma sich herausbildet, diese aber sich nur partiell in Cellulose umsetzt, so sind es entweder Reste der Eiweisskörper oder Abkömmlinge dieser, welche als Bindesubstanzen auftreten. Da diese Körper, abgesehen von ihren sonstigen Eigenschaften, in der Lichtbrechung von der Cellulose in der Regel verschieden sein werden, so erklärt sich der geschichtete und fibrilläre Charakter der meisten Zellhäute, der ja nur dadurch zu Stande kommen kann, dass schichten- oder streifenweise Substanzen verschiedener Lichtbrechung miteinander abwechseln. Je nach der Orientirung der Bindesubstanzen werden die Dermatosomen mehr oder minder deutlich zu Fibrillen, beziehungsweise zu Schichten und Scheiben vereinigt erscheinen. Bei verschwindender Kleinheit der Bindesubstanzen nimmt die Membran einen homogenen Charakter an.

Die häufig schon direct erkennbare Gliederung einer vegetabilischen Zellhaut in Aussenhaut (bei im Gewebeverbande befindlichen Zellen in gemeinsame Aussenhaut, gewöhnlich »Mittellamelle« genannt), Verdickungsschichten und Innenhaut hat theils in der chemischen Beschaffenheit dieser Hauttheile, theils in der jeweiligen Verbindungsweise der Dermatosomen ihren Grund. Die Innenhaut ist jene Schichte, in welcher sich gewöhnlich das Protoplasma am längsten und reichlichsten erhält. Bezüglich der gemeinsamen Aussenhaut möchte ich nur folgende Bemerkung hier einschalten. Man betrachtet dieselbe gewöhnlich als homogen und sagt, die Mittellamelle ist einfach. Ich habe aber schon vor längerer Zeit den Beweis geliefert, dass sie doppelt ist, nämlich jeder der beiden Zellen, zwischen welchen sie gelegen erscheint, je eine Hälfte angehört, welche an ihren Berührungsflächen relativ locker gebunden sind. Es geht dies ja auch aus dem oben (p. 171) mitgetheilten

Versuch über die Zerlegung des Kartoffelparenchyms durch kochendes Wasser hervor, wo je eine Hälfte der sogenannten Mittellamelle, mit der Haut der zugehörigen Zelle verbunden, glatt aus dem Verbande geht. Später hat Krabbe[1]) bei Auffindung des »gleitenden Wachsthums« die Richtigkeit meiner Angabe von einer ganz neuen Seite kennen gelernt. Er fand, dass während des Wachsens von Organen die zusammensetzenden Zellen eine gegenseitige Verschiebung erfahren, welche ohne jede Verletzung vor sich geht. Die Aussenhäute benachbarter Zellen trennen sich also zeitweise voneinander. Wenn aber die Verschiebung der Zellen aufgehört hat, leben die Zellen weiter. Es ist eine neue organische Vereinigung der Zellen eingetreten, die aber nicht anders zu denken ist, als dass die lebende Substanz der Zellhäute, das Dermatoplasma, der benachbarten Zellen sich wieder in normaler Weise vereinigt hat.[2])

Die Geschichte der Histologie weist darauf hin, dass wir im Protoplasma die feinste, also die unter allen Antheilen der Zelle am schwierigsten zu entziffernde Elementarstructur vermuthen dürfen. Schichtung, Streifung und andere feine Structurverhältnisse der Zellhaut waren bekannt, als man den Kern und das Protoplasma noch für structurlos hielt oder doch als structurlos erscheinend bezeichnete. Aber während die karyokinetischen Studien greifbare Kernstructuren offenbarten, liegen über die Structuren des Protoplasmas (Cytoplasma) nur unvollkommene, zum grossen Theile widersprechend gedeutete Beobachtungen vor.

Früher unterschied man sowohl in der thierischen als pflanzlichen Histologie homogenes und körniges Plasma und stellte sich vor, dass das erstere eine homogene Flüssigkeit, das letztere ein mit Körnchen oder Tröpfchen untermischter Schleim sei.

Es wird wohl auch heute noch, namentlich von Botanikern, häufig von Körnerplasma (Polioplasma Nägeli's) und von hyalinem

---

[1]) Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin, 1886.

[2]) Vgl. oben pag. 153—155.

Plasma (Hyaloplasma Pfeffer's) gesprochen. Man drückt aber damit ein anerkannt rein äusserliches, morphologisches Verhältniss aus, denn man weiss, dass das hyaline Plasma kein homogenes Gebilde sei; auch behauptet man nicht, dass das körnige Aussehen stets der wahren Structur des Polioplasma entspreche.

In vielen Fällen ist die Feinkörnigkeit sicherlich nicht der Ausdruck der Structur. Es lässt sich nämlich häufig nachweisen, dass das Körnigsein hervorgerufen wird durch in das Plasma eingestreute oder in demselben entstandene Vacuolen, Fetttröpfchen, feine Stärkekörnchen, feinsten Krystallsand etc. In anderen Fällen haben die Körnchen einen entschiedenen plasmatischen Charakter. Wenn dies der Fall ist, wenn diese Körnchen durch ihr Tinctionsvermögen, durch ihre Eiweissreactionen, namentlich aber durch ihre Vermehrungsfähigkeit (Theilungsvermögen) sich als kleine, individualisirte Plasmagebilde zu erkennen geben, so bleibt es doch immer noch fraglich, ob dieselben Plasomen sind oder ob sie als Plasomgruppen zu betrachten sind. In jenen Fällen, in welchen diese Körnchen von unmessbarer Grösse zu deutlich unterscheidbaren Gebilden heranwachsen, welche in dem Maasse, als sie grösser werden, ihr Theilungsvermögen einbüssen, ist anzunehmen, dass sie Plasomen sind und in jenen Zustand übergehen, in welchem sie allerdings deutlich erkennbar geworden sind, aber ihre Function als Theilkörper ganz oder nahezu verloren haben.

Das pflanzliche Protoplasma unterscheidet sich von dem thierischen, wie häufig angegeben wird, dadurch, dass es mehr oder minder grosse, mit wässerigem Zellsaft gefüllte Räume bildet, welche in der Thierzelle kein Analogon haben. Es scheint nicht berechtigt, die Interfilarmasse[1]) des thierischen Protoplasmas mit dem Zellsaft der Pflanzenzelle zu identificiren, denn das Analogon der Interfilarmasse ist in der Pflanzenzelle leicht nachweisbar. Es ist jene protoplasmatische Zwischenmasse, welche zwischen den dichteren und tinctionsfähigeren Partien des Protoplasmas liegt, das, wie wir alsbald sehen werden,

---

[1]) Flemming, l. c. p. 79.

auch in der Pflanzenzelle in Form von Fäden, Körnchen u. dgl. anzutreffen ist.

Was wir also als Protoplasma (Cytoplasma) bezeichnen, ist in Bezug auf die Pflanzenzelle der Zellinhalt nach Abzug des Zellsaftes.

Sehr häufig gliedert sich das Protoplasma der Pflanzenzelle in eine äussere hyaline und eine innere körnige Partie; es kann aber auch das ganze Plasma hyalin oder körnig erscheinen.

Das homogen erscheinende Plasma der Pflanzenzelle lässt häufig nach bestimmten Vorbehandlungen Structuren erkennen. Das Protoplasma in den Cotyledonen (der ruhenden Samen) von *Sylibum marianum* und von *Helianthus annuus* erscheint homogen, wenn die Schnitte zu dem Zwecke in Oel eingelegt werden, um sowohl das Aleuron intact zu erhalten, als die Emulgirung des Fettes zu verhindern. Behandelt man aber, wie dies von Pfeffer[1]) zuerst geschehen, die Schnitte mit verdünnter Kalilauge und dann mit Salzsäure, so erscheint das Protoplasma feinkörnig. In beiden Fällen tritt es uns im mikroskopischen Querschnittsbilde als Netz entgegen. Innerhalb der Netzmaschen liegen in der intacten Zelle die Aleuronkörner. Legt man die durch die Cotyledonen von *Helianthus* geführten Schnitte in Eisessig ein, so verwandelt sich das früher homogen erschienene Netz in ein denselben Umriss bewahrendes, aber aus feinen Körnchen bestehendes Gebilde. Dasselbe umhüllt in seinen einzelnen Maschen gleichfalls je ein Aleuronkorn und bildet, wie Mikosch[2]) nachgewiesen hat, das lebende Materiale, aus welchem bei der Keimung die Chlorophyllkörner hervorgehen. Inwieweit die Körnchen des Netzes als Plasomen gedeutet werden können, ist schon früher angegeben worden.

Noch in vielen anderen Fällen lässt sich ein netzartiges, aus feinen Plasmakörnchen bestehendes Protoplasma in Pflanzenzellen nach bestimmten Proceduren nachweisen. Ein sehr schönes Beispiel bilden die das Endosperm von *Zea Mays* zusammensetzenden Zellen. Jedes

---

[1]) Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. Bd. VIII (1872), Tafel 38, Fig. 2.

[2]) Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Bd. 92 (1885).

Stärkekorn ist von einer zarten, aus feinen, tinctionsfähigen Plasmakörnchen bestehenden Hülle umkleidet, welche aber in den in Wasser präparirten Objecten nicht sehr deutlich hervortritt. Behandelt man aber den Schnitt mit Kalilauge, wobei die Stärkekörnchen gelöst werden und die Plasmakörnchen durch Quellung sich beträchtlich vergrössern, so tritt im optischen Durchschnitt das aus feinkörnigen Elementen bestehende Netz mit grosser Deutlichkeit hervor.[1])

Viele Protoplasmen erscheinen netzartig gefügt, allein die Netzfäden bestehen nicht, wie in den angegebenen Fällen, aus Körnchen, sondern treten uns als homogene Gebilde entgegen. Aber es sind dies Grenzfälle, welche mit den früher angeführten durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden sind.[2]) Dass die Fibrillen aus Körnchen bestehen, kann in einzelnen Fällen nicht zweifelhaft sein; allein zumeist lässt sich durch die Beobachtung nicht entscheiden, ob die Fäden noch feiner zusammengesetzt sind.

Es ist vielfach in neuerer Zeit der Versuch gemacht worden, eine einheitliche Structur im Protoplasma nachzuweisen. Die Einen behaupten, im Protoplasma sei ein im optischen Durchschnitt als Netz erscheinendes Gerüstwerk (»Netzwerk«) vorhanden (Heitzmann, Frommann), nach Anderen kommen im Protoplasma stets Fäden vor, die, allerdings vielfach verschlungen, aber nicht »netzförmig« verbunden sind, vielmehr ein sogenanntes »Fadenwerk« bilden (Flemming), und wieder Andere meinen, dass das Protoplasma stets einen »wabenartigen« Bau besitze (Bütschli).

Dass das Protoplasma der Pflanzenzellen in einzelnen Fällen netzförmig gefügt ist, kann, wie schon angeführt, nicht bezweifelt werden. Die früher mitgetheilte Anordnung des Protoplasmas in den Endospermzellen des Mais darf man wohl als eine »wabenartige« bezeichnen. Ueber das Auftreten von »Fadenwerken« verdanken wir Flemming zuverlässliche Angaben.

---

[1]) Ich habe dieses Protoplasmanetz in meiner »Anatomie und Physiologie der Pflanzen (3. Aufl., 1890, p. 22) abgebildet.

[2]) Zahlreiche Beispiele hiefür sind in Frommann's Abhandlung: »Beobachtungen über Structur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen« (Jena, 1880) zu finden.

Wie der letztgenannte Forscher,[1]) so halte auch ich die Protoplasmastructuren nicht für etwas in allen Zellen Gleichartiges. Es ist nunmehr durch die Beobachtung erwiesen, dass diese Structuren in verschiedenen Zellen sehr verschiedenartig sind. Nach Flemming's Ansicht können vielleicht in einer und derselben Zelle an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten verschiedene Structuren auftreten. Diese Auffassung ist umso berechtigter, als durch die bekannten Beobachtungen von Frommann und Strasburger ein mehr oder minder rasches Fluctuiren der Netz- oder Fadenwerke in verschiedenen Pflanzenzellen beobachtet wurde.

Also in den vorgeführten »Structuren« ist ein einheitlicher Charakter durch die Beobachtung nicht zu constatiren. Dass ein solcher gesucht wird, ist wohl begreiflich, denn von einem Gebilde, welches, wie das Protoplasma im lebenden Organismus, so allgemein verbreitet ist, dass es den integrirenden Bestandtheil der Zelle bildet, lässt sich annnehmen, dass es, wenn es auch im Einzelnen die mannigfaltigsten Besonderheiten darbietet, doch — wenn ich mich so ausdrücken darf — nach Einem Plane gebaut ist, also in den morphologischen Grundeigenthümlichkeiten Uebereinstimmung zeigt, wie wir ja selbst in der Zellhaut einen einheitlichen Bau lange kennen und wie ein solcher auch bezüglich des Kernes nachgewiesen wurde. Jedenfalls liegt das Uebereinstimmende im organischen Baue des Protoplasmas tiefer als bisher angenommen wurde. Ich sehe die Einheit im Baue des Protoplasmas in dessen Zusammensetzung aus Plasomen. Ich nehme an, wie immer auch das Protoplasma im intacten Zustande oder nach Härtung und Färbung uns entgegentreten mag, ob es homogen erscheint oder körnig, netzförmig, wabenartig etc., dass dasselbe stets aus Plasomen aufgebaut ist und dass erst durch die Anordnung und Verbindung der Plasomen die sogenannten Protoplasma-Structuren zustande kommen. Die Gründe, welche mich zu dieser Aufstellung bestimmen, sind schon im vorigen Capitel dargelegt worden. —

[1]) l. c. p. 65.

Ich will nunmehr versuchen, die Zusammensetzung des Protoplasma-Körpers mit den eben berührten, so häufig auftretenden gröberen Structuren desselben in Einklang zu bringen. Es ist von Schmitz[1]) zuerst darauf hingewiesen worden, dass in ganz jungen Zellen mancher Pfianzen der Bau des Protoplasmas ein vorherrschend körniger und später erst ein fibrillärer ist. Seine an den Zellen von *Saprolegnia* und *Bryopsis* angestellten Beobachtungen weisen in den jüngsten Zellen, namentlich in der Peripherie des Cytoplasmas, eine feine Punctirung nach, während gegen das Innere der Zellen zu die lebende Substanz einen mehr gerüstartigen Bau zu erkennen gibt. Die Fasern dieses Gerüstes sind aus feinen Körnchen zusammengesetzt. In den älteren Zellen ist die Zusammensetzung des Gerüstes aus Körnchen nicht mehr unterscheidbar, auch nicht nach Anwendung der entsprechenden Tinctionsmethoden. Diese Gerüstmasse ist in eine Flüssigkeit eingebettet, welche Schmitz vom Zellsaft unterscheidet und die offenbar der Flemming'schen Interfilarmasse der Thierzellen entspricht. In der protoplasmatischen Grundsubstanz der Zellen von *Vaucheria*, *Bryopsis* und *Saprolegnia* fand Berthold[2]) feine glänzende Fäden von zum Theile torulösem Charakter. Diese Fäden haben die Fähigkeit, gelegentlich zu zerfallen, aber auch theilweise zu verschmelzen und den torulösen Habitus zu verlieren, wobei die Fibrillen offenbar aus Körnchen hervorgehen. In den angeführten Fällen entstehen die Fibrillen wahrscheinlich durch Verschmelzung von (sichtbaren) Plasomen.

Das oben (p. 177) schon genannte Wabengerüst im Endosperm von *Zea Mais* besteht aus Körnchen, welche nicht miteinander verschmelzen. Ich betrachte diese Protoplasmakörnchen als herangewachsene, theilungsunfähig gewordene Plasomen. Thatsächlich wachsen sie aus kleinen, nur bei stärksten Vergrösserungen sichtbaren Körperchen hervor, welche sich sichtlich vermehren, also offenbar der Theilung unterliegen.

[1]) Schmitz, Ueber die Structur des Protoplasma und des Zellkernes der Pflanzenzelle. Verhandl. des naturhistor. Vereines der preuss. Rheinlande und Westphalens, 1880.

[2]) Berthold, Protoplasmamechanik, p. 59 und 60.

Solche Protoplasmakörnchen sieht man auch in Kartoffelparenchymzellen. Geht man auf junge Entwicklungsstadien zurück, z. B. auf jene Folgemeristemzellen, welche bei Anschnitt und Verwachsung der Kartoffeln [1]) auftreten, so erscheinen im Protoplasma kleine, noch in Theilung begriffene Körperchen, aus welchen die theilungsunfähigen Protoplasmakörnchen hervorwachsen. Ich betrachte die Anlagen dieser Protoplasmakörnchen als (sichtbare) Plasomen. Die Körnchen sind in den Kartoffelparenchymzellen nicht wie die früher beschriebenen zu Fäden oder Platten (Waben) vereinigt, sondern unverbunden oder in kleine, durch die Theilung gegebene Gruppen vereinigt. Stellenweise scheint das wandständige Protoplasma noch aus Fibrillen zu bestehen, welche, wie die vergleichende Betrachtung lehrt, aus Körnchen hervorgegangen sind.

Aehnliche Protoplasmakörnchen, die sich auf (sichtbare) Plasomen zurückführen lassen, finden sich in sehr vielen Geweben. Sehr schön sind dieselben in den Zellen des Knollenparenchyms von *Stachys affinis* zu sehen.

Die »Plasmakörnchen« treten aber entweder frei (sehr schön in ausgewachsenen und theilungsunfähig gewordenen Hefezellen zu sehen) oder zu Fäden oder Platten verbunden im Protoplasma auf.

Ihrer Substanz nach stimmen sie insoferne überein, als sie die Eiweissreactionen zeigen. Pigmenten gegenüber verhalten sie sich aber verschieden.

Die Plasmakörnchen aus dem Endosperm von *Zea Mais* werden nach Anwendung der Altmann'schen Säurefuchsin-Tinction schwach roth, hingegen lassen sich die früher genannten Protoplasmakörnchen der Kartoffel und von *Stachys affinis* auf diese Weise nicht färben. Doch gelingt in allen genannten Fällen sehr gut die Färbung mit Pikrin-Nigrosin.

Auf die Anwesenheit kleiner, anfangs nicht sichtbarer, lebender Individualitäten im Protoplasma weist das spätere Vorkommen verschiedener organisirter Inhaltskörper der Zelle hin. Es treten in manchen Zellen sehr kleine »Protoplasmakörnchen« auf, deren An-

[1]) Vgl. oben p. 102, 153.

lage nicht zu eruiren ist. Da aber diese Gebilde nicht spontan entstehen, vielmehr angenommen werden muss, dass sie wie jene Plasmakörnchen gebildet werden, deren Entstehung sich verfolgen lässt, so ist die Ansicht nicht zurückzuweisen, dass die Anlagen dieser Gebilde sich nur wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit der Beobachtung entziehen. Auf solche nicht sichtbar zu machende Anlagen deuten auch viele Formen transitorischer Stärke, die gewissermassen in den Zellen auftauchen, wohl aber ausserordentlich kleinen Plastiden ihr Entstehen verdanken.

Die karyokinetischen Vorgänge wurden, soweit dieselben auf die Pflanzen- und Thierzelle Bezug haben, in ihren allgemeinsten Zügen bereits oben geschildert (p. 61—62).

Ueber die Elementarstructuren des Kerns habe ich selbst keine Untersuchungen angestellt, glaube aber, manche Beobachtung, welche über karyokinetische Vorgänge vorliegt, im Sinne meiner Anschauung deuten zu dürfen. Die Beobachtungen, welche ich hier zunächst im Auge habe, beanspruchen vielleicht eine umso grössere Beachtung, als sich dieselben unabhängig von der hier entwickelten Lehre ergeben hatten.

Es wurde von W. Pfitzner[1]) mehrfach die Beobachtung gemacht, dass die Fäden der chromatischen Kerntheilungsfigur sich aus Körnchen zuzammensetzen. Die von ihm beobachtete Längsspaltung der Kernfäden wird eingeleitet durch eine Zweitheilung der diese Fäden zusammensetzenden »Chromatinkugeln«.

Pfitzner ist geneigt, diese Chromatinkugeln als Elementargebilde zu betrachten. Ich fasse dieselben als Plasomen auf. In keinem Falle aber könnte ich dieselben, wie ihr Entdecker, als Molecüle[2]) oder blosse Molecülgruppen, die etwa den Micellen vergleichbar wären, ansehen, wie ich auch seiner Meinung, dass die molecularen Anziehungs- und Abstossungskräfte der Chromatinkugeln die Karyokinese begründen, aus bereits mehrfach angeführten Gründen nicht zuzustimmen vermag.

---

[1]) Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkernes. Morphologisches Jahrbuch, 1881, p. 290 und 295.

[2]) l. c. p. 300.

Auch Frank Schwarz[1]) findet sowohl in ruhenden Kernen als in den Fäden der das Theilungsstadium verlassenden Kerne Kugeln und Körnchen, welche in den Kernfäden ein weitmaschiges Gerüste bilden. Die Körnchen können verschwinden; es wurde aber auch ein Verschmelzen kleinerer Chromatinkugeln zu grösseren beobachtet.

Strasburger[2]) findet die Kernfäden aus Scheiben zusammengesetzt, welche sich bis in das Knäuelstadium der Tochterkerne hinein erhalten. Bei der auch von ihm beobachteten Längsspaltung der Kernfäden erfolgt eine Theilung der Chromatinscheiben. Bei dem Uebergang in den Ruhezustand zerfallen die Chromatinscheiben in kleinere Körner.

Altmann[3]) sieht in dem ruhenden Kern eine Colonie von kleinen Körperchen, welche letztere er als Elementarorganismen betrachtet, die zur Zeit der Zelltheilung Conjugationen eingehen, als deren Product die groben Fadenknäuel und die Chromatintheile der Aequatorialplatte erscheinen. Durch Theilung dieser Körper in die den Elementargebilden des Mutterkernes gleichwerthigen Körperchen kommen die Tochterkerne zustande, welche schliesslich den Bau des Mutterkernes erreichen.

Bütschli[4]) findet in Kernen von Algen und anderen Pflanzen eine Wabenstructur und sieht in dem nach Tinction mit Hämatoxylin tiefblau gefärbten Kerngerüste rothe bis rothviolett gefärbte Körnchen, die er mit den Chromatinkörnchen anderer Autoren identificirt. Auch in Bakterien, deren Zellenleib nach Bütschli im Wesentlichen mit dem Kern übereinstimmt, findet er dieselben Structurverhältnisse.

Auch bei Auerbach[5]) und Ljukanow[6]) finden wir das Auf-

---

[1]) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. V (1887), p. 78 und 82.

[2]) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena, 1888.

[3]) Die Structur des Zellkerns. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1889, p. 410.

[4]) Ueber den Bau der Bakterien und anderer Organismen. Leipzig, 1890.

[5]) Zur Kenntniss der thierischen Zellen. I. Mitth. Berichte der Berliner Akademie. 1890.

[6]) Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle. Leipzig (1891) p. 7.

treten von Körnchen bei der Karyokinese angegeben. Nach Letzterem soll die zwischen den Chromatinfäden befindliche Masse aus Ketten bestehen, die sich aus kleinen Körnern zusammensetzen.

Nach den Untersuchungen von Emil Schwarz[1]) ist jene Substanz, welche man gewöhnlich als Kernsaft (Kerngrundsubstanz) bezeichnet, auch als organisirt zu betrachten.

Auf Grund der angeführten Beobachtungen betrachte ich den Kern, und zwar sowohl im ruhenden Zustande als auch während der Theilung, als ein durchaus aus Plasomen zusammengesetztes Gebilde.

Im Cytoplasma erscheinen nicht selten Körperchen, welche äusserlich mit den früher genannten »Protoplasmakörnchen« übereinstimmen, sich aber als Producte der Degeneration des Kerns zu erkennen geben. Diese Gebilde sind von mehreren Beobachtern gesehen und bezüglich der Entstehung richtig gedeutet worden[2]). Ich bin geneigt, diese im Vergleiche zu den Körnchen des lebenden Kernes grossen Gebilde als functionslos und theilungsunfähig gewordene, stark herangewachsene Plasomen oder derlei Plasomgruppen anzusehen.

Die Chlorophyllkörner und die Chromatophoren überhaupt besitzen protoplasmatischen Bau und sind deshalb bezüglich ihrer Structur wie das Protoplasma aufzufassen. Es wurden schon früher zahlreiche Einzelnbeobachtungen angeführt, welche auf einen complexen Bau und auf die Zusammensetzung aus letzten Theilkörpern hinweisen.

Was die Stärkekörnchen anlangt, so wird deren Entstehung von verschiedenen Forschern in verschiedener Weise gedeutet. Es stehen sich gegenwärtig zwei Ansichten gegenüber. Die Einen behaupten, dass die Stärke nur unter Mitwirkung bestimmt geformter Protoplasmakörper erfolge. Die Anderen lassen die Amylumkörner im allgemeinen Protoplasma oder in entschieden plasmatischen Bildungen, z. B. in Chlorophyllkörnern, an unbestimmten Stellen entstehen. Es ist dies die Ansicht der älteren Anatomen, die aber in jüngster Zeit

---

[1]) Emil Schwarz, Zur Theorie der Kerntheilung. Virchow's Archiv, Bd. 124 (1891).

[2]) Siehe u. a. Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, p. 51.

in Belzung[1]) wieder einen Vertheidiger gefunden hat. Die neuere Ansicht wurde hauptsächlich von A. F. W. Schimper und Arth. Meyer[2]) begründet. Der Ausgangspunkt der Stärkekornbildung ist ein Plastid oder ein Chlorophyllkorn. Die Stärkekörner entstehen entweder in den genannten Gebilden, oder sie werden von den Plastiden nach aussen abgeschieden. Diese Ansicht wurde von Eberdt[3]) unlängst dahin modificirt, dass die Amylumkörner von den Plastiden nie frei ausgeschieden werden, sondern stets in denselben unter Mitwirkung einer anhaftenden Protoplasmamasse (Protoplasmahülle, Protoplasmakappe) entstehen, welche letztere den eigentlichen Stärkebildner repräsentiren soll. Die individualisirte Protoplasmamasse, in welcher die Stärke ausgeschieden wird, also Dasjenige, was den Schimper'schen Plastiden entspricht, soll nicht aus seinesgleichen durch Theilung, sondern durch Differenzirung aus dem Protoplasma hervorgehen.

Nach dem, was ich gesehen habe, kann in vielen Fällen an dem Hervorgehen der Stärkekörner aus wahren, also vorgebildeten Plastiden nicht gezweifelt werden. In anderen Fällen lassen sich keine Stärkeanlagen nachweisen, und es gewinnt dann die ältere Ansicht an Wahrscheinlichkeit. Da indess die Kleinheit der Stärkekörnchen für ihre Entstehungsweise nicht allein massgebend sein kann, vielmehr angenommen werden darf, dass alle Stärkekörnchen auf die gleiche Weise in der Zelle gebildet werden, so scheint es derzeit wohl am richtigsten, die Amylumkörner in allen Fällen aus plasmatischen Anlagen abzuleiten, welche in manchen Geweben nur wegen ausserordentlicher Kleinheit sich der Wahrnehmung entziehen. Diese Auffassung, welche sich übrigens als Consequenz meiner Theorie der Elementarstructur von selbst ergibt, ist von mir schon in einem früheren Capitel zur Geltung gebracht worden. Der letzte mögliche Ausgangspunkt der Entstehung eines Amylumkornes ist nach meiner Auffassung ein Plasom.

---

[1]) Annales des sc. natur. Bot. VII. Sér. XIII (1891).

[2]) Schimper, Bot. Zeitung 1880, 1881, 1883. Arth. Meyer ebendaselbst.

[3]) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII (1891).

Was die Structur der Stärkekörner anbelangt, so gehen auch in diesem Punkte die Ansichten auseinander. Die Mehrzahl der Botaniker zählt die Stärke den organisirten Inhaltskörpern der Pflanzenzelle zu, andere (Arth. Meyer[1]) betrachten sie als Sphärokrystalle. Nach der herrschenden Lehre ist das Stärkekorn in gleichem Sinne wie die Zellhaut micellar gebaut. Mikosch[2]) hat durch bestimmte chemische Proceduren (mehrwöchentliche Einwirkung von 0·2procentiger Salz- oder Schwefelsäure) die Stärke in ähnlicher Weise, wie ich die Membranen, zuerst in Fibrillen und diese in kleine Körperchen (Amylosomen) zerlegt. Diesen Beobachtungen zufolge besitzt die Stärke eine der Zellhaut analoge Organisation.

Die Ansichten über die Entstehung und über den morphologischen Werth der Vacuolen sind noch sehr getheilt. Nach der älteren derzeit noch herrschenden Lehre sollen die Vacuolen nichts anderes als an unbestimmten Stellen des Protoplasmas entstandene Flüssigkeitströpfchen sein, welche von einer nach aussen nicht differenzirten Schichte dichteren Protoplasmas umhüllt sind. Nach den Untersuchungen von de Vries und besonders von Went[3]) sind dieselben individualisirte, von einer Protoplasmaschichte umkleidete Gebilde, welche stets nur aus ihresgleichen durch Theilung hervorgehen.

Ich habe schon vor Jahren auf die verschiedene Vertheilung der wässerigen Zellflüssigkeit in Hefezellen hingewiesen.[4]) Eine normal wachsende, normal functionirende Hefezelle, welche durch Sprossung sich zu vermehren befähigt ist, besitzt in der Regel nur eine Vacuole, welche je nach dem Wassergehalt des Mediums, in welchem sie lebt, grösser oder kleiner ist und durch einen hohen Zuckergehalt des Mediums auch zum Verschwinden gebracht werden kann. Selten steigert sich die Zahl dieser Vacuolen auf 2—4. Sie sind von einer

---

[1]) Ueber die Structur der Stärkekörner. Botan. Zeit. (1881), p. 841

[2]) Mikosch, Untersuchungen über den Bau der Stärkekörner. Programm. Wien (1887).

[3]) Went, Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. XIX (1888).

[4]) Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss. Bd. 59 (1869), II. Abth.

Schichte dichteren Protoplasmas umhüllt. Dies sind die normalen Vacuolen der Hefezelle. Bei starker Wasserentziehung oder plötzlicher Wasserzufuhr vertheilt sich die Vacuolenflüssigkeit der Hefezelle in zahlreiche Tröpfchen, welche bei flüchtiger Betrachtung das Aussehen von Vacuolen besitzen. Dies sind die abnormen Vacuolen der Hefezelle. Den gleichen Unterschied macht im Wesentlichen auch Went, und er sucht zu beweisen, dass jede normale Vacuole ihre eigene Plasmahaut (Tonoplast) besitze und nur durch Theilung aus normalen Vacuolen hervorgehen könne.

Die Beobachtungen, welche ich in den letzten Jahren über Vacuolen selbst angestellt habe, leiteten mich immer mehr und mehr auf den Standpunkt hin, den die beiden genannten Forscher einnehmen. Mehr noch als zur Zeit, als ich meine Untersuchungen über die Hefe veröffentlichte, anerkenne ich jetzt das Specifische und Individuelle der normalen Vacuolen. Nach dem, was ich gesehen habe, kann ich sie nicht als blose Flüssigkeitströpfchen betrachten, welche sich erst nachträglich und dann nur unvollständig individualisiren. Wie durch bestimmte Reagentien lösen sie sich in bestimmten Fällen auch im normalen Zellenleben aus dem protoplasmatischen Verbande. Dass sie in der Regel nur in der Einzahl in der Hefezelle auftreten, zeigt, dass sie nicht zufällig irgendwo im Protoplasma entstehen, denn es wäre in diesem Falle nicht einzusehen, warum sie bei reichlicherer Wasserzufuhr nicht gleich in grösserer Zahl auftreten sollten. Die Vacuole verschwindet bei Wasserentziehung nur scheinbar; lässt man die Zelle wieder langsam Wasser aufnehmen, so tritt sie wieder genau an derselben Stelle in Erscheinung, denn ihr Verschwinden beruhte nur auf der Contraction ihrer protoplasmatischen Hülle. Zu voller Klarheit über die Entstehung der Vacuolen bin ich nicht gekommen. Niemals habe ich an den Vacuolen der Hefezellen eine Einschnürung beobachtet, wohl aber wiederholt solche an Vacuolen jugendlicher Gewebezellen, welche auf Theilungsvorgänge hindeuten. Die Vacuole in jugendlichen, durch Sprossung entstandenen Hefezellen geht gewiss nicht aus der Vacuole der Mutterzelle hervor, sondern scheint sich aus kleinen Plastiden zu entwickeln, die in

jugendlichen Hefezellen stets vorkommen und aus der Mutterzelle in die Tochterzelle übertreten. Die in Hefezellen vorkommenden Plastiden wachsen, soferne sie nicht zur Vacuolenbildung herangezogen werden, in alternden Zellen zu relativ grossen Protoplasmakörnern heran (Siehe oben p. 180.)

Nach allen meinen Wahrnehmungen über Vacuolen möchte ich dieselben in die Kategorie der organisirten Inhaltskörper stellen welche Plastiden ihr Entstehen verdanken, also kleiner, protoplasmatischer, durch die Fähigkeit der Theilung ausgezeichneter Körperchen. Die zu Vacuolen heranwachsenden Plastiden füllen sich erst später mit wässerigem Zellsaft. So wie die Chlorophyllkörner entweder aus Plastiden hervorgehen oder aus herangewachsenen Chlorophyllkörnern durch Theilung entstehen, so scheinen auch die Vacuolen entweder unmittelbar aus ihresgleichen oder aus vorgebildeten Vacuolen (Plastiden im weitesten Sinne), in jedem Falle aber durch Theilung sich zu bilden.

Dass die Farbstoff- und Gerbstoffbläschen nur specielle Fälle von Vacuolen sind, leuchtet wohl ein. Auch die Krystallbläschen dürfen in dieselbe Kategorie gestellt werden, nur erscheint im Inhalte derselben schliesslich keine Flüssigkeit, sondern ein Krystall. gewöhnlich von oxalsaurem Kalk. Ob aber die Aleuronkörner (Proteïnkörner) mit den Vacuolen genetisch zusammenhängen, ist eine noch controverse Sache. Nach der älteren Lehre besteht eine solche Beziehung nicht.

Die Untersuchungen von Wakker[1]) und Werminski[2]) ergaben hingegen, dass die Anlagen der Aleuronkörner Vacuolen sind, in welchen sowohl die Substanz des Aleurons als der Einschlüsse (Krystalloide, Globoide, Kalkoxalat) abgeschieden wird. Dieser Ansicht ist in jüngster Zeit mehrfach widersprochen worden. Ich kenne die Entstehung des Aleurons aus eigener Anschauung und kann mit

---

[1]) Wakker, Studien über Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 19 (1888).

[2]) Werminski, Ueber die Natur der Aleuronkörper. Ber. der Deutschen Bot. Ges. Bd. VI (1888).

aller Bestimmtheit sagen, dass die auf dem älteren Standpunkte stehenden Forscher nicht Recht haben, wenn sie behaupten, dass in den Zellen, in welchen Aleuron gebildet wird, kurz vor Entstehen dieses Körpers keine Vacuolen im Protoplasma vorkommen. Im reifenden Samen von *Hyoscyamus* und *Prunus avium* habe ich sehr deutliche Vacuolen gesehen.[1]) Auch den Beginn der Ausscheidung von krystallisirtem Eiweiss (der sogenannten Krystalloide) im Innern von Vacuolen im Endosperm von *Ricinus* habe ich mit Deutlichkeit wahrgenommen.

Ich betrachte auf Grund eigener Anschauung sowohl die Vacuolen als das Aleuron als Producte von Plastiden, d. i. von individualisirten, durch Theilung sich fortpflanzenden Protoplasmagebilden.

Die bisherigen Studien über den inneren Bau der Zelle haben uns zu der Ansicht geführt, dass allen organisirten, also lebenden Theilen der Zelle ein übereinstimmender Bau zugeschrieben werden kann. Man darf sich auf Grund der vorgeführten Beobachtungen und Erwägungen die Zellhaut, den Kern, das Protoplasma und dessen geformte, lebende Einschlüsse aus lebenden, theilungsfähigen Protoplasmagebilden, den Plasomen, zusammengesetzt denken. Gleich den Zellen büssen schliesslich diese Elementargebilde ihre Theilungsfähigkeit ein und verschwinden entweder oder werden in relativ grosse, stationäre Körperchen, in Dermatosomen, Protoplasmakörnchen etc. umgestaltet.

Dieser Auffassung zufolge ist die Zelle ein Aggregat von Plasomen. Wie aber der Organismus neben lebenden Zellen auch solche enthält, welche, obgleich sie dem Ganzen dienen, nicht mehr als lebend zu betrachten sind, so können auch in der lebenden Zelle Plasomen vorkommen, denen kein Leben mehr zuzusprechen ist (z. B. Dermatosomen).

Die Verbindung der Plasomen untereinander ist zweifellos eine verschiedene, wie schon die fibrilläre oder netzförmige oder waben-

---

[1]) In zahlreichen Präparaten, welche Herr Protits anfertigte, der sich in meinem Laboratorium mit der Frage der Entstehung des Aleurons eingehend beschäftigt hat.

artige Structur der Zellentheile vermuthen lässt. Am klarsten kommt die Verbindung der Plasomen in der Zellhaut, und zwar in jenen häufig auftretenden Fällen zur Anschauung, in welchen uns dieselb geschichtet und gestreift entgegentritt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Plasomen des Dermatoplasmas im Wesentlichen dieselbe gegenseitige Lage besitzen, welche später die Dermatosomen einnehmen. Selbstverständlich können nachträgliche Dehnungen die Lage der Dermatosomen etwas verändern, indem dieselben in der Richtung des Radius sich nähern und in der Richtung der Tangente sich von einander entfernen. Im Laufe des Lebens werden selbstverständlich die Plasomen ihre gegenseitige Lage in mannigfaltiger Weise verändern. In Protoplasmen, welche selbst nach Härtung und Tinction gänzlich homogen erscheinen, liegen höchst wahrscheinlich die Plasomen dichtgedrängt nebeneinander, wie die Zellen eines Meristemgewebes.

Das Auftreten von Flüssigkeiten spricht sich in den Pflanzenzellen dort, wo ein wässeriger Zellsaft vorkommt, deutlich genug aus. Mit dem Zellsaft durchaus nicht zu identificiren ist die Interfilarmasse. Substanziell stimmt sie in keinem Falle mit dem Zellsaft überein, wie schon aus ihrem hohen Eiweissgehalt zu entnehmen ist. Da in ihr häufig geformte Bildungen auftauchen, welche nicht spontan entstehen, sondern aus ihresgleichen hervorgehen und nur in späteren Entwicklungsstadien sichtbar werden, so darf man nicht behaupten, dass sie stets jeder Organisation baar sei. Man wird aber auch nicht die Behauptung aufstellen können, dass sie immer als organisirt anzusehen ist. Hinter der Interfilarmasse stecken verschiedene Dinge, nämlich entweder ein homogen erscheinendes Plasma, welches also in diesem Falle aus Plasomen zusammengefügt ist, oder eine nicht organisirte, eiweissreiche Flüssigkeit. So ist z. B. die Kerngrundsubstanz trotz ihres homogenen Aussehens als lebende Substanz zu betrachten.

Der Vorgang der Theilung bringt es mit sich, dass die Theilungsproducte sich anfänglich unmittelbar berühren. Deshalb sehen wir ja die Meristeme aus dichtgefügten Zellen zusammengesetzt. Erst später

bilden sich zwischen diesen anfangs auch gleich gestalteten Zellen Hohlräume aus und es erscheinen solche Gewebe in Folge neuer Anordnung der Zelle, aber auch in Folge bestimmter Umgestaltungen und Verschmelzungen der Zellen in späteren Entwicklungsstadien reichlicher gegliedert.

Aus den gleichen Gründen ist anzunehmen, dass in den ersten Entwicklungsstadien der Zellen deren Plasomen sich dichter aneinanderschliessen als in späteren. Es ist auch wahrscheinlich, dass die Plasomen, so lange sie noch in Theilung begriffen sind, untereinander mehr übereinstimmen und sich erst später mannigfaltiger ausgestalten. Zwischen den Plasomen liegt dann eine Interfilarmasse, über deren Natur man nur dann ins Klare kommen kann, wenn sie gewissermassen aus sich Organisirtes hervorbringt. Dann ist sie selbst organisirt, also aus Plasomen zusammengesetzt. Wie schon betont, kann eine solche Interfilarmasse aber auch etwas Lebloses sein, eine Eiweisslösung, welche die lebenden Theile der Zelle, die Plasomen und Plasomgruppen, umhüllt.

Häufig findet man in jungen Zellen ein aus feinen Körnchen zusammengesetztes, engmaschiges Netz, dessen Maschen sich später vergrössern. Es kommt aber auch vor, dass ein in einem bestimmten Entwicklungsstadium weitmaschiges Körnernetz wieder engmaschig wird. Dieser Fall stellt sich bei starker Protoplasmavermehrung ein, z. B. wenn protoplasmaführende Dauerzellen in Folgemeristemzellen übergehen; er kommt aber auch in den Zellen der Cotyledonen und des Endosperms bei der Keimung vor, worüber oben ein auf *Helianthus* bezugnehmendes Beispiel angeführt wurde.

Dieses Kleinerwerden der Netzmaschen beruht stets auf einer Vermehrung der Plasomen (Körnchen). Es sind aber zwei Fälle möglich. Entweder gehen die neu entstandenen Körnchen durch Theilung aus den sichtbaren Körnchen des Netzes hervor, oder sie tauchen gewissermassen aus der Interfilarmasse auf und gehen dann aus Plasomen hervor, welche sich vorher der Wahrnehmung entzogen haben.

Es ist von vornherein als richtig anzunehmen, dass im grossen

Ganzen mit dem Fortschreiten der Organisation die Structurverhältnisse der Zellen sich complicirt und vervollkommnet haben.

Thatsächlich finden wir auf niederster Stufe eine weit einfachere Gliederung der Zelle als auf den höchsten. Hier sehen wir die Zelle in Haut, Kern und Cytoplasma gegliedert, im letzteren Falle Plastiden der verschiedensten Art; doch ist häufig nichts anderes zu erkennen als ein einfacher, gleichartig erscheinender Protoplasmakörper, z. B. bei den niedersten Thallophyten. Aber schon bei den Schizomyceten sehen wir eine Sonderung in Kern und Protoplasma sich vorbereiten.[1]) Höher hinauf, bei den Saccharomyceten, tritt die Zellhaut schon mit grosser Schärfe hervor. Der Kern ist hier noch zweifelhaft. Von unzweifelhaften Plastiden (Chlorophyllanlagen, Amyloplastiden etc.) ist noch keine Spur zu finden. Nur wenn man die Vacuolen als selbstständig lebende Individualitäten gelten lässt, so wären deren jüngste Stadien als Plastiden zu betrachten. Auch die Anlagen der früher genannten Plasmakörnchen der Hefezellen sind den Plastiden beizuzählen und dürfen als (sichtbare) Plasomen aufgefasst werden. Die Dermatosomen der Pilzmembranen sind der Wahrnehmung noch nicht zugänglich. Bei den höheren Pilzformen werden unzweifelhafte Kerne erkennbar; aber abgesehen von diesen und von Vacuolen finden sich auch bei diesen Thallophyten keine organisirten Inhaltskörper vor. Aber schon bei den Algen und von diesen aufwärts werden lebende Individualitäten der Zelle häufiger und mannigfaltiger.

Da nun jeder lebende Theil der Zelle aus Plasomen zusammengesetzt ist und jede specifische Individualität der Zelle aus specifischen Anlagen hervorgeht, so müssen die Kategorien der die Zellen zusammensetzenden Plasomen im grossen Ganzen desto mannigfaltiger werden, je höher die Pflanze organisirt ist oder je vollkommener die Zellen ausgebildet sind, so dass die Verschiedenartigkeit der Zellen der höheren Pflanzen in der Verschiedenartigkeit der Plasomen höher organisirter Zellen ihr Abbild findet. Bei aller Verschiedenheit ihrer

[1]) Nach jüngsthin veröffentlichten Untersuchungen von A. Fischer (Ber. über die Verh. der kön. Sächs. Ges. d. Wiss. 1891, I) werden durch Plasmolyse an manchen Bacteriaceen auch Zellhäute erkennbar.

specifischen, durch Erblichkeit bis zu einer gewissen Grenze festgehaltenen Eigenthümlichkeiten sind alle Plasomen durch den gemeinsamen Grundcharakter der Theilbarkeit, der Wachsthumsfähigkeit und der Fähigkeit, zu assimiliren, zusammengehalten.

Nicht jeder hoch zusammengesetzte Organismus muss in jeder seiner Zellen die grösste Mannigfaltigkeit der Plasomen zur Ausbildung bringen. Wir sehen vielmehr einzelne Zellen solcher Organismen wieder gewissermassen auf eine tiefere Stufe zurückkehren, so z. B. Bastzellen, Sklerenchymzellen, Gefässe, Tracheïden etc., wo schliesslich alle Plasomen nur zur Hautbildung verwendet werden. Am vollkommensten ist diese einseitige Verwendung der Plasomen an den von mir entdeckten soliden Bastzellen (z. B. von *Sponia* etc.) zu finden, bei welcher die Zelle schliesslich ganz und gar zur Wand geworden ist: von Plasomabkömmlingen sind hier bloss Dermatosomen anzutreffen. Was ist hier aus den Plasomen jener Cambiumzellen geworden, aus denen derartige Bastzellen hervorgegangen sind? Diese Cambiumzellen bestehen aus Haut, Protoplasma und Kernen. Man muss wohl annehmen, dass nur die Plasomen des Dermatoplasmas unmittelbar zu Dermatosomen werden. Die den Kern zusammensetzenden Plasomen werden consumirt zu Gunsten der Hautbildung. Die Plasomen des Protoplasmas hatten entweder dasselbe Schicksal, oder sie werden (ganz oder theilweise) in Dermatosomen umgesetzt. Die Entwicklungsgeschichte der soliden Bastzellen wurde noch nicht studirt; es lassen sich deshalb noch keine Anhaltspunkte finden, um zu beurtheilen, welchen Antheil das Cytoplasma an dem Aufbaue der Haut dieser Bastzellen nimmt.

Viertes Capitel.

Das Wachsthum der lebenden Substanz.

Das Wachsthum der Organismen und ihrer Theile lässt sich nach morphologischer und physiologischer Richtung verfolgen. Die morphologische Untersuchung wurde schon mit Hilfe des Mikroskopes bis zu einer weit reichenden Grenze vertieft und die physiologische Prüfung durch Messung und Wägung, überhaupt durch das Experiment, so sehr erweitert, dass zahlreiche, bereits klar hervortretende Gesetzmässigkeiten über den räumlichen und zeitlichen Verlauf des Wachsthums und viele Abhängigkeitsverhältnisse der Wachsthumsgrösse von äusseren Factoren festgestellt werden konnten.

Allein die unmittelbare Beobachtung ist nicht mächtig genug, eine befriedigende Lösung eines Problems herbeizuführen, welches allerdings sehr einfach erscheint, in der That aber an Complication seinesgleichen sucht. Man ist deshalb seit längerer Zeit bestrebt, die Einsicht in das Wesen des Wachsthums durch theoretische Untersuchungen, welche sich nur mittelbar auf thatsächliche Beobachtungen stützen, zu befördern. Was aber ebenso wichtig erscheint, um die Wachsthumsfrage aus den Bahnen der an den einzelnen Thatsachen nur zu starr haftenden und deshalb nur zu einseitigen Auffassungen führenden Forschung auf den Standpunkt einer die Thatsachen beherrschenden, naturgemässen Lehre zu lenken, das ist die vergleichende Betrachtung und geistige Verknüpfung des grossen, bereits vorliegenden, empirisch gewonnenen Materiales. Gerade dieser letzteren, bisher sehr vernachlässigten Aufgabe will ich in diesem Capitel gerecht zu werden versuchen.

Zu diesem Behufe scheint es mir zweckmässig, die Beantwortung der Frage, wie der Wschsthumsbegriff sich entwickelt hat, zum Ausgangspunkt meiner Untersuchung zu wählen.

Der Begriff »wachsen« verdankt sein Entstehen nicht einer wissenschaftlichen Erwägung. Derselbe ist nicht, wie etwa die Begriffe Oxydation, Diffusion etc., ein ursprünglich wissenschaftlicher Begriff; er hat sich vielmehr aus Beobachtungen anschaulicher Thatsachen hervorgebildet, welche das gewöhnliche Leben in Hülle und Fülle darbietet.[1]) Während von Haus aus wissenschaftliche Begriffe in der Regel scharf umschrieben sind, mangelt den aus dem gemeinen Leben in die Wissenschaft hinübergebrachten stets die nöthige Prägnanz, und sie müssen erst so umgemodelt werden, dass sie die für die Zwecke der Forschung erforderliche Unzweideutigkeit und Schärfe erlangen.

So musste denn auch der Begriff des Wachsens der Organismen und ihrer lebenden Theile, der anfangs nichts anderes als eine sichtliche Grössenzunahme bedeutete, schärfer umschrieben werden, wie etwa der gleichfalls aus den Anschauungen des gemeinen Lebens hervorgegangene Begriff »Blatt« durch die Morphologie erst zu einem wissenschaftlich brauchbaren erhoben worden ist.

Es ist Lamarck in der Einleitung als Derjenige bezeichnet worden, welcher zum erstenmale in klarer Weise auf den grossen

---

[1]) Die sprachwissenschaftlichen Untersuchungen deuten auf ein hohes Alter des Wortes »wachsen« hin. Unser hochdeutsches Wort »wachsen« entspricht dem althochdeutschen wahsan, dem angelsächsischen weaxan, dem gothischen wahsjan etc.; es hängt mit ἀέξω, ἀυξάνω, d. i. grösser machen, und mit dem altindischen vaksh, d. i. grösser werden, zusammen. (Vgl. Kluge, Etymologisches Wörterbuch, Strassburg (1889), p. 371.)

Da man gewöhnlich unter »wachsen« in erster Linie das Wachsen der lebenden Wesen versteht (vgl. Adelung, Gramm.-krit. Wörterbuch, IV, Wien (1811), p. 1323; Sanders, Wörterbuch der deutschen Sprache, II, Leipzig (1865), p. 1443), so ist wohl kaum zu bezweifeln, dass die uns fortwährend und anschaulich entgegentretende Entwicklung von Menschen, Thieren und Pflanzen den Anstoss zur Bildung des Begriffes „wachsen« gegeben hat und die Volumszunahme todter Körper, z. B. eines Krystalles, eines Flusses etc., erst durch Uebertragung als »Wachsen« bezeichnet wurde. Zur Bezeichnung des Begriffes »wachsen« wurde aber ein älteres Wort von allgemeinerer Bedeutung herangezogen, welches die Haupteigenschaft der wachsenden Gebilde (das Grösserwerden) zum Ausdrucke bringt.

Unterschied hinwies, welcher im Wachsthum zwischen den Lebewesen und den unbelebten Dingen besteht, und damit den Grund zur Aufstellung des Begriffes des organischen Wachsthums legte. Für das charakteristische, intercalare Wachsthum der Organismen benützte er den nunmehr im allgemeinen Gebrauche stehenden Ausdruck Intussusception; den Wachsthumsmodus der Anorganismen, welche letzteren nach seiner Auffassung stets nur durch Auflagerung sich vergrössern, als Juxtaposition.

Der Begriff der Juxtaposition wurde später verallgemeinert, um denselben auf jede Art von Anlagerung anwenden zu können, ob dieselbe wie bei einem compacten Körper nach aussen hin stattfindet, oder wie bei einem Hohlkörper (z. B. einer behäuteten Zelle) nach innen hin erfolgt. Diese Anlagerung im weitesten Sinne wird als Apposition bezeichnet, ein Ausdruck, welcher nunmehr vielfach auch von Zoologen und Botanikern benützt wird.

Nachdem Lamarck das Wachsthum der Anorganismen durch Juxtaposition noch näher als ein unbegrenztes und im Vergleiche zu den Lebewesen als ein nur zufällig eintretendes definirte, sagt er: »Das Wachsthum aller Organismen ist immer nothwendig und beschränkt und geschieht nur durch Intussusception, d. h. durch innere Durchdringung, durch Einführung von Stoffen in das Individuum, die nach ihrer Assimilation demselben hinzugefügt werden und einen Bestandtheil desselben ausmachen müssen. Dieses Wachsthum ist eine wirkliche Entwicklung von Theilen von innen nach aussen, was ausschliesslich den Organismen eigenthümlich ist.«[1]

Man hat sich bei der weiteren Ausbildung des Intussusceptionsbegriffes mehr an den ersten Theil des Lamarck'schen Satzes als an dessen Schluss gehalten, in welchem das Wachsthum der lebenden Substanz so zutreffend als eine Entwicklung hingestellt wird, und war, besonders im Gebiete der Botanik, nur bestrebt, den Modus zu erschliessen, nach welchem die assimilirte Substanz zwischen die schon vorhandene eingeschaltet wird.

---

[1]) Siehe die bekannte deutsche Uebersetzung der Philosophie zoologique Lamarck's (1808) von Arnold Lang, I, p. 320 (Orig. I, p. 382).

Statt das Moment der Entwicklung, durch welches sich das organische Wachsthum in so schroffen Gegensatz zum Wachsthum der Anorganismen setzt, fortwährend im Auge zu behalten, war man fast nur darauf bedacht, die einschlägigen Erscheinungen durch Aufstellung molecularer Processe zu erklären.

Auf diese Weise entstand eine neue Formulirung des Begriffes der Intussusception und die Einführung des Appositionsbegriffes in das organische Gebiet.

Es ist aber weder darüber, was man unter Intussusception zu verstehen habe, Einigkeit erzielt worden, noch darüber, was als Appositionswachsthum zu gelten habe.

Die Einen verstehen unter Intussusception ganz allgemein jede Form von intercalarem Wachsthum, ob dasselbe durch sichtliche Organisationsänderungen, namentlich durch den Zelltheilungsprocess, zu Stande kommt, oder auf eine hievon verschiedene Art. Die Anderen, und sie bilden unter den Botanikern die überwiegende Mehrzahl, begreifen darunter ausschliesslich einen molecularen Vorgang: die Zwischenlagerung von Molecülen beziehungsweise Micellen zwischen schon vorhandene Molecüle beziehungsweise Micelle.

Auch das Wachsthum durch Apposition wird verschieden aufgefasst: von den Einen als eine in den Geweben oder Organen stattfindende sichtliche Auflagerung von Zellen oder von Zellsubstanz, von den Anderen ausschliesslich als ein molecularer Process. Die Ersteren bezeichnen beispielsweise das Wachsthum der Knochen, nämlich die schichtenweise sich vollziehende Auflagerung der Knochenelemente vom Periost her, als Apposition, oder die vom Cambium ausgehende, schichtenweise erfolgende Anlagerung des Bastes und des Holzes, oder die Umsetzung einer Protoplasmaschichte in Zellhautsubstanz, wobei die Dickenzunahme der Haut als durch Apposition erfolgt angesehen wird.

Was in den zuletzt angegebenen Fällen als Wachsthum durch Apposition ausgegeben wird, liegt durchaus anschaulich vor, gleichwie jenes Intussusceptionswachsthum, welches auf intercalarer Zellbildung oder analogen Organisationsänderungen beruht. Hingegen rechnen

Diejenigen, welche das Intussusceptions- und das Appositionswachsthum auf moleculare Processe zurückführen, mit blossen Vorstellungen, für deren Richtigkeit ein auf unmittelbaren thatsächlichen Beobachtungen beruhender Beweis natürlich nicht zu erbringen ist.

Aus dieser kurzen Auseinandersetzung geht nicht nur die Verschiedenartigkeit dessen, was man mit demselben Worte (Intussusception beziehungsweise Apposition) bezeichnet, hervor; es ist auch ersichtlich, dass in jedem gegebenen Falle kein Zweifel darüber obwalten kann, welcher Sinn dem verwendeten Worte innewohnt. Dass diese beiden Ausdrücke im Gebrauche zweideutig geworden sind, hat seinen Grund wohl hauptsächlich in dem Umstande, dass man für zwei verschiedene Dinge das gleiche Wort gewählt hat.

Wenn ich mit dem Worte »cellulare Intussusception« alle jene Vorgänge bezeichne, welche, sei es durch innere Theilung (s. oben p. 85, 120), sei es durch irgend eine morphologische Veränderung, die sich in oder an einer Zelle wahrnehmen lässt, den intercalaren Charakter des Wachsthums begründen; wenn ich hingegen das, was Nägeli als Intussusception anspricht, nämlich die hypothetische Vorstellung über die beim Wachsthum angenommene Zwischenlagerung der Micelle oder Molecüle, als moleculare Intussusception bezeichne, so sind von vornherein alle Zweifel über den Vorgang, den ich durch das angewendete Wort ausdrücken will, ausgeschlossen. In ähnlichem Sinne kann man auch von cellularer und molecularer Apposition sprechen.

So schwer begreiflich es vielleicht erscheinen mag, man hat die hier vorgetragene, durch die Sachlage eigentlich selbstverständliche Unterscheidung nicht gemacht. Nägeli versteht beispielsweise unter Apposition stets einen molecularen Vorgang; allein A. F. W. Schimper hat vielfach unter dem Ausdruck Apposition eine sichtliche Auflagerung begriffen. Deshalb hat Nägeli mit Recht in seinem bekannten Streite mit Schimper über die Frage, ob die Stärkekörner durch Apposition oder durch Intussusception wachsen (s. oben p. 70), gegen Letzteren bemerken können, dass das, was Schimper Appo-

sition nennt, keine (moleculare) Apposition, sondern ein ganz anderer Vorgang, wie Nägeli sich ausdrückt, eine Neubildung[1]) ist.

Es ist noch manches Andere geschehen, um die beiden hier oft genannten Begriffe zu verdunkeln. Es wurde in einem früheren Capitel die Entstehung des Periniums der Lebermoos-Spore berührt. Wie dort (p. 70, 152) erwähnt, entsteht dasselbe aus der innersten Hautlamelle der Sporenmutterzelle. Diese Schichte der Zellenmembran löst sich von den peripheren Schichten, mit welchen sie gemeinschaftlich entstanden, ab und verwächst mit der äussersten Wandpartie der Spore. Diese Verbindung ursprünglich getrennter Zellentheile hat man als »Wachsthum der Sporenhaut« aufgefasst. Es ist auch gegen diese Deutung des Vorganges nicht viel einzuwenden, denn schliesslich lässt sich derselbe unter den allgemeinen Begriff des Wachsthums bringen, da die Spore durch das Perinium an Masse zunimmt und die Verbindung beider offenbar auf einem organischen Process beruht. Das Aussergewöhnliche des Vorganges darf natürlich nicht hindern, denselben als Wachsthum zu erklären; man darf diesen Process auch als »cellulare Apposition« gelten lassen; aber man darf nicht, wie dies bisher geschehen, diesen Hautbildungsvorgang ganz allgemein als eine Erscheinung des Appositionswachsthums dem Intussusceptionswachsthum der eigentlichen Sporenhaut entgegenstellen, sonst kämen gegen solche Auffassungen die gleichen Einwände, die Nägeli gegen Schimper erhoben, zur Geltung.

Damit erklären sich, wenigstens zu einem guten Theile, die im historischen Capitel dieses Buches angeführten Streitigkeiten über den Wachsthumsmodus der Zelle und ihrer lebenden Bestandtheile.

Das Wachsthum der lebenden Gebilde ist ein zusammengesetzter Process, dessen Studium zu einer vollständigen und klaren Uebersicht aller hiebei betheiligten Factoren noch nicht geführt hat. In dem Stadium, in welchem sich die Wachsthumsfrage gegenwärtig befindet,

[1]) Siehe hierüber Nägeli, Botan. Zeitung (1881), p. 672.

erscheinen die Verhältnisse verwickelter und dunkler als früher. Durch tieferes Eindringen in dieses Forschungsgebiet ist man kritischer, bedenklicher geworden, und Vieles, was früher als sicher galt, musste wieder in Frage gestellt werden. Mancher Wachsthumsvorgang liegt derzeit noch tief verborgen. Es kann deshalb derzeit Niemand ernstlich den Versuch unternehmen, eine befriedigende Definition des organischen Wachsthums zu geben. Alle diesbezüglichen Versuche sind als durchaus verfehlte zu betrachten. Und es wird auch in der Zukunft kaum anders werden, denn es dürfte wohl selbst bei Kenntniss aller das Wachsthum begründenden Einzelnvorgänge kaum gelingen, diesen allerdings sehr einfach und sehr einheitlich erscheinenden, in der That aber sehr complicirten, in der mannigfaltigsten Weise ausgeprägten Process auf eine einfache Formel zu reduciren.

Wohl aber ist es nicht nur zulässig, sondern geradezu zweckmässig, das Charakteristische des Wachsthums aufzusuchen, um die Grenzen dieses Begriffes feststellen zu können, mit anderen Worten, um in jedem gegebenen Falle zu wissen, ob ein fraglicher Process als Wachsthum betrachtet werden könne oder nicht.

Vor Allem muss unterschieden werden zwischen dem Wachsen eines Organismus im weitesten Sinne, worunter jede Volumsvergrösserung des Ganzen oder seiner Theile zu verstehen ist, und jener Volumsvergrösserung, welche nur durch den lebenden Organismus vollzogen werden kann. Nur diese Form des Wachsthums ist ein specifisch organisches Wachsthum. Wenn beispielsweise ein im Welken begriffenes Blatt sein Volumen durch blosse Wasseraufnahme vergrössert, so ist dies ein Wachsen im weitesten Sinne, aber kein organisches Wachsen. Wenn hingegen eine Blattanlage durch Vermehrung ihrer Zellen sich vergrössert, so ist eine solche Volumsvermehrung als organisches Wachsthum zu betrachten. Die durch blosse Wasseraufnahme bedingte Volumsvergrösserung trägt allerdings bei einem lebenden Blatte mehr aus als bei einem todten; in beiden Fällen liegen aber der Wasseraufnahme bloss einfache physikalische Processe zu Grunde. Diese, wie alle analogen, bloss auf physikalischen Vorgängen, vom Leben unabhängigen Volums-

vergrösserungen gehören in die Kategorie des passiven Wachsthums. Auf diesem beruht das Wachsthum der Krystalle, überhaupt der leblosen Körper; bis zu einem bestimmten Grade tritt, wie aus dem früher angeführten Beispiele zu sehen, indess auch bei der Volumsvergrösserung lebender Gebilde passives Wachsthum auf. Wir wollen dasselbe im Gegensatze zum organischen als anorganisches Wachsthum bezeichnen.[1])

Schon in der Einleitung wurde als Charakteristikon des organischen Wachsthums eine mit Organisationsänderung verbundene Volumszunahme bezeichnet. Es scheint mir diese Abgrenzung des genannten Begriffes richtiger als die übliche, durch Sachs vertretene, welche das Bezeichnende des organischen Wachsthums in einer mit Gestaltveränderung verbundenen Volumsvergrösserung eines lebenden Gebildes erblickt.[2]) In den meisten Fällen reicht diese Formulirung des Begriffes des organischen Wachsthums aus. Aber hin und wieder lässt sie uns doch im Zweifel, denn es gibt mit Gestaltveränderung verbundene Volumszunahmen lebender Pflanzentheile, die nicht auf Wachsthum zurückzuführen sind. So hat Sachs ja selbst auf die interessante Thatsache aufmerksam gemacht, dass welkende Wurzeln (z. B. welkende Keimwurzeln von *Vicia Faba*), einseitig mit Wasser in Berührung gebracht, sich empor krümmen, also ihre Gestalt verändern, und zwar unter Zunahme ihres Volumens. Sachs betrachtet aber mit Recht diese Gestaltänderung nicht als Wachsthumsvorgang, sondern als die Wirkung einseitig verstärkter Turgors, indem an jener Seite der Wurzel, welche im Contacte mit

---

[1]) Um nicht missverstanden zu werden, bemerke ich, dass auch nach meiner Auffassung in letzter Auflösung das organische Wachsthum auf der Thätigkeit mechanischer Kräfte beruht. Es ist dies aber jener als »Leben« uns entgegentretende Complex mechanischer Kräfte, dessen Analyse bisher nicht gelungen ist. In diesem Sinne gebe ich zu, dass zwischen dem organischen und anorganischen Wachsthum nur ein Unterschied des Grades besteht. Das organische Wachsthum aber durch jene einfachen Kräfte erklären zu wollen, welche Nägeli seiner Wachsthumstheorie zu Grunde gelegt hat, kann ich aus mehrfach schon angegebenen Gründen nicht zugeben.

[2]) So z. B. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig (1882), p. 500.

Wasser stand, eine reichliche Wasseraufnahme stattfand, diese Seite mithin durch Volumsvergrösserung sich verlängerte und convex wurde. Hingegen erblickt Darwin in dieser und analogen Turgordehnungen schon einen Wachsthumsvorgang. Allein folgender Versuch lehrt, dass die genannte Gestaltänderung im Sinne der Sachs'schen Erklärung zu deuten ist. Wenn ich eine in schwachem Welken befindliche Keimwurzel von *Vicia Faba* auf einen Eisblock derart horizontal lege, dass eine Seite derselben mit dem Eise im Contacte sich befindet, so krümmt sie sich langsam, aber nach einiger Zeit scharf nach oben, wenn nur die Lufttemperatur über Null liegt; sie krümmt sich aber selbst dann noch, wenn die Temperatur der Luft und der Wurzel tief unter dem Wachsthumsminimum gelegen ist. Die genannte Gestaltänderung der Wurzel hat deshalb mit dem organischen Wachsthum nichts zu thun; sie ist ausschliesslich auf einseitige Turgordehnung zurückzuführen.[1])

Die Gestaltänderung eines sein Volum vergrössernden Pflanzentheils ist mithin nicht immer ein Kriterium des organischen Wachsthums. Immer wird aber eine mit Organisationsänderung verknüpfte Volumszunahme eines lebenden Pflanzentheils auf Wachsthum hinweisen, z. B. bei einem vielzelligen Organ die Neubildung von Zellen, bei einem Zellbestandtheil eine sichtliche Veränderung der organischen Structur. —

Das Wachsthumsproblem kann nur dadurch einer Lösung entgegengeführt werden, dass man einerseits den ganzen Erscheinungscomplex, der uns als Wachsthum entgegentritt, analysirt und andererseits die Beziehungen jedes einzelnen beim Wachsthum betheiligten Vorganges zu den übrigen und zu den äusseren Einflüssen festzustellen sucht.

Die Tendenz meiner in diesem Buche vorzutragenden Untersuchungen leitet in erster Linie zu einer Analyse des Wachsthums.

Alles Wachsthum, sowohl das organische als das anorganische, beruht schliesslich auf einer Zunahme des wachsenden Körpers an

---

[1]) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien (1881), p. 32. Das Wachsthumsminimum der Wurzeln von *Vicia Faba* liegt bei 5° C.

Substanz,[1]) und in dieser Beziehung kann kein Unterschied zwischen dem Wachsthum der lebenden und der leblosen Substanz bestehen. Ob die Substanzzunahme als solche in gleicher Weise bei organischen und anorganischen Gebilden besteht, soll später untersucht werden. Es wird sich zeigen, dass diese Substanzzunahme in jedem Falle durch dieselben molecularen Kräfte erfolgt.

Mit der Substanzzunahme erschöpft sich, abgesehen von secundären Processen, das anorganische Wachsthum, während das organische durch zahlreiche Besonderheiten von diesem geschieden ist. Auf diese essentiellen Unterschiede soll vor Allem das Augenmerk gelenkt werden.

Der äussere Verlauf des Wachsthums stimmt allerdings bei anorganischen und organischen Bildungen überein: in beiden Fällen sehen wir eine Volumsvergrösserung eintreten. Während aber die Volumszunahme eines Krystalls oder einer amorphen Masse nichts als eine einfache Substanzanlagerung ist, gestaltet sich der Wachsthumsprocess eines Organismus nur äusserlich und scheinbar in derselben einfachen Weise, während hier thatsächlich mehrere oder viele Kräfte zusammenwirken; freilich, so heterogen sie an sich sein mögen, wirken dieselben in gleichem Sinne und bringen dadurch eine einheitliche Wirkung hervor. Das organische Wachsthum muss deshalb vor Allem im Sinne des Gesetzes von der mechanischen Coïncidenz im Organismus[2]) betrachtet werden, d. h. der beim Wachsthum stattfindende, einheitlich erscheinende Effect der Volumszunahme darf nicht auf

[1]) Es wird gewöhnlich mit Rücksicht auf keimende Pflanzen angegeben, dass Wachsthum nicht mit Substanzzunahme verbunden sein müsse, da mit dem Wachsthum der Keimpflanze deren Trockensubstanzmenge abnimmt. Es werden hier die Reservestoffe zum Theile verbraucht, aber die wachsenden Keimtheile nehmen in allen ihren factisch wachsenden Theilen an Substanz zu. Es kann selbst in einer wachsenden Zelle eine Gesammtabnahme der Trockensubstanz stattfinden; allein die wachsenden Theile derselben, z. B. die Zellhaut, erfahren durch Einlagerung fester Theilchen eine Zunahme ihres Trockengewichtes.

[2]) Siehe hierüber Wiesner, Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Mit Rücksicht auf das Gesetz von der mechanischen Coïncidenz im Organismus. Botan. Zeitung (1889), Nr. 1 und 2; ferner Wiesner, Biologie, Wien (1889).

Eine wirkende Ursache zurückgeführt werden, sondern ist zu betrachten als eine Combination wirkender Factoren, die im Organismus in verschiedenster Weise verbunden sind, sich addiren, compensiren und substituiren, stets aber einen einheitlichen Effect hervorbringen.

Der Krystall wächst gleichmässig, desgleichen die todte, amorphe Substanz, und es hat nur den Anschein, als würde deren Volumsvermehrung regellos vor sich gehen. Selbstverständlich erfolgt auch das organische Wachsthum nach strengen Gesetzen, dies lehrt ja schon die strenge Constanz der organischen Bildungen; aber die Bildungsnorm selbst der einfachsten organischen Körper ist im Vergleiche zu jener eines Krystalles ein verwickelter Process. Während an dem wachsenden Krystall die neu hinzukommenden Theilchen sich so anordnen, dass ihre Axen genau parallel zu den Axen der vorher angelagerten Theilchen zu liegen kommen, lehrt die complicirte und für die Species constante Form aller organischen Theile, dass hier weitaus verwickeltere Bildungsgesetze herrschen müssen.

Die unorganische Substanz wächst unter gleich bleibenden Bedingungen unbegrenzt weiter, während das organische Wachsthum durchaus räumlich und zeitlich begrenzt ist, selbst bei Erfüllung aller zum Wachsthume erforderlichen Bedingungen.

Der Zuwachs an der leblosen Substanz ist unter constanten Bedingungen nur abhängig von der Grösse der Oberfläche des schon gebildeten Krystalles oder der schon abgeschiedenen festen Masse. Unter constanten Bildungs- und Wachsthumsbedingungen muss der Zuwachs der leblosen Substanz — absolut genommen — sich fortwährend steigern, wegen successiven Kleinerwerdens der relativen Oberfläche hingegen relativ abnehmen. Abgesehen von diesem bloss durch die Oberfläche der wachsenden Masse gegebenen Verhältnisse, gibt es im Wachsthumsverlaufe der Anorganismen keinen Rhythmus. Der Zuwachs aller lebenden Gebilde, von den Individuen der Species an bis zu den kleinsten lebenden Bestandtheilen der Zelle, geschieht hingegen durchaus rhythmisch und folgt überhaupt einem anderen Bildungsgesetze. Denn selbst unter fortwährend gleichen Bildungs-

und Wachsthumsbedingungen steigert sich der Zuwachs der organisirten Körper successive bis zur Erreichung eines Maximums und nimmt dann continuirlich ab, bis der Werth Null erreicht ist. Es unterliegt das Wachsthum aller organisirten Körper der grossen Periode.

Der Krystall empfängt die Substanz, welche zu seiner Vergrösserung erforderlich ist, direct von aussen in fertigem Zustande. Die Pflanze kann hingegen die aus den ihre Aufnahmsorgane bergenden Medien stammenden Nahrungsmittel nicht direct zum Aufbaue ihrer Theile verwenden. Die in ihr Inneres eindringenden Stoffe unterliegen, soferne sie nicht als mineralische oder überhaupt als nichtorganisirte Ablagerungen in den Geweben auftreten, zunächst dem Processe der Assimilation.[1]) Erst die assimilirte Substanz gliedert sich der lebenden Substanz an oder ein.

Es ist selbstverständlich, dass die Assimilation der Nahrungsaufnahme folgt, allein es ist von vornherein nicht sicher, ob die Assimilation stets dem Wachsthume vorausgeht, oder ob sie nicht durchaus oder in bestimmten Fällen mit dem beim Wachsthum stattfindenden Substanzgewinn zusammenfällt. Wie sich die Sache thatsächlich verhält, soll, so weit dies heute möglich ist, später untersucht werden.

Der Krystall wächst durch Auflagerung, ein organisches Gebilde hingegen immer innerhalb gegebener Grenzen intercalar oder interstitiell; es wächst von innen nach aussen, gewissermassen aus sich heraus.

Ein Krystall oder eine amorphe Substanz bildet sich aus einer Lösung, oder aus einer Schmelze, oder (bei der Sublimation) aus Dämpfen; hingegen kann ein lebendes Gebilde, und wäre es auch der kleinste Bestandtheil einer Zelle, niemals aus Flüssigkeiten oder

---

[1]) Viele Botaniker nehmen nach dem von Sachs gemachten Vorschlage das Wort Assimilation in einem sehr beschränkten Sinne, indem sie mit demselben bloss die in der grünen Pflanze unter dem Einflusse des Lichtes stattfindende Umwandlung der Kohlensäure (und des Wassers) in organische Substanz ausdrücken. Wie immer, gebrauche ich auch hier dieses Wort, conform der in der Thierphysiologie üblichen Begriffsabgrenzung, in seinem allgemeinsten Sinne als zusammenfassenden Ausdruck für alle jene Processe, durch welche eine Umwandlung der Nahrungsmittel (oder der Reservestoffe) in die Bestandtheile der Gewebe erfolgt.

Dämpfen, überhaupt nicht aus todter Substanz entstehen; es ist immer das Vorhandensein eines organisirten Körpers zum Wachsthum erforderlich. Ein fester, wachsender Körper entsteht, ein lebendes Gebilde kann nur durch Weiterentwicklung einer organischen Anlage wachsen; das organische Wachsthum ist immer nur ein Weiterwachsen, eine Fortsetzung einer schon vorhandenen Organisation.

Von welcher Seite man das organische Wachsthum im Vergleiche zum anorganischen betrachten mag, so lässt sich doch kein anderes Moment der Uebereinstimmung zwischen beiden auffinden, als der Substanzgewinn. Auf diese geringe und, ich möchte hinzufügen, nur äusserliche Uebereinstimmung wollte ich nachdrücklich aufmerksam machen, weil ich den Versuch unternehmen will, das organische Wachsthum in seinen specifischen Eigenthümlichkeiten darzulegen im Gegensatze zu den in neuerer Zeit unternommenen Versuchen, das organische Wachsthum durchaus auf jene Molecularkräfte zurückzuführen, welche beim Aufbau eines Krystalles thätig sind. —

Da Substanzgewinn dasjenige Merkmal ist, welches alles Wachsthum verbindet, so entsteht zunächst die Frage, ob die Zunahme an Substanz bei Organismen und Anorganismen in der gleichen Weise erfolgt.

Von einem Wachsen kann in Betreff der anorganischen Körper nur bei flüssigen und festen Substanzen die Rede sein. Man spricht aber gewöhnlich nicht vom Wachsen einer Flüssigkeit, sondern nur vom Wachsen eines Krystalles oder einer amorphen, festen Masse, obgleich z. B. die Grössenzunahme eines Wassertropfens durch Condensation von Wasserdampf im Grunde auf molecularen Vorgängen beruht, welche jenen analog oder doch ähnlich sind, auf welchen die Volumszunahme eines festen, amorphen Körpers beruht.

Man beschränkt also das Wachsen anorganischer Körper auf die Volumszunahme eines festen Körpers. Diese kann aber nur erfolgen durch den Uebergang einer Substanz aus dem beweglichen (gas- oder dampfförmigen und flüssigen, beziehungsweise gelösten) in den unbeweglichen (starren) Zustand, und zwar ist diese Aenderung

des Aggregatzustandes entweder mit einer chemischen Veränderung verbunden oder nicht. Wasserdampf verwandelt sich bei niederer Temperatur in Eiskrystalle, schmelzender Schwefel krystallisirt bei Abkühlung, aus Salzlösungen krystallisirt bei Verminderung des Lösungsmittels das Salz heraus. In allen diesen Fällen entstehen und wachsen Krystalle ohne jede Aenderung der chemischen Zusammensetzung. Wenn aber beispielsweise eine wässerige Lösung von schwefelsaurer Magnesia mit einer wässerigen Lösung von Chlorcalcium zusammengebracht wird, so krystallisirt Gyps heraus oder fällt in Form eines Niederschlags aus dem Lösungsgemische nieder.

Es erfolgt also das Entstehen und das Weiterwachsen der festen, anorganischen Substanzen entweder bloss durch die Thätigkeit von Molecularkräften, oder es spielen dabei auch chemische Affinitäten eine Rolle.

Betrachten wir nun das organische Wachsen zunächst bloss in Bezug auf den Substanzgewinn, und zwar auch mit der Einschränkung auf Zunahme des betreffenden Gebildes an fester Substanz, so entsteht zunächst die Frage, ob auch hier stets ein Uebergang der das Volum vermehrenden Substanz aus dem beweglichen in den unbeweglichen Zustand stattfindet. Diese Frage muss selbstverständlich bejaht werden, denn es ist auf eine andere Weise eine Formbildung nicht denkbar, und wenn auch das organische Wachsen, wie wir gesehen haben, nie mit einem Molecül anhebt, sondern schon die Anwesenheit von organisirter Form voraussetzt, also immer nur ein Weiterwachsen, ein Weiterorganisiren ist, so kann dieser Process, soferne er auf einem Zuwachs an fester Substanz beruht, nur gedacht werden als eine Ueberführung gasförmiger, flüssiger, beziehungsweise gelöster Substanzen in die feste Form.

Dass auch der Substanzgewinn eines wachsenden Organismus auf zweierlei Weise resultiren kann, nämlich sowohl durch Ausscheidung ohne Aenderung des chemischen Charakters, als auch in Folge eines chemischen Processes, geht aus zahlreichen bekannten Thatsachen hervor. Indem beispielsweise in entstärkten Bohnenkeimlingen aus von aussen zugeführtem Zucker Stärke entsteht —

eine wichtige, durch Böhm [1]) zuerst constatirte Thatsache — scheidet sich die feste Stärkesubstanz auf Grund eines chemischen Processes, durch Abspaltung von Wasser, aus. Die Substanzzunahme des Protoplasmas erfolgt häufig unter Umwandlung von löslichen Albuminaten in unlösliche. Hier liegt also eine Substanzzunahme vor, welche ohne jede Mitwirkung chemischer Kräfte erfolgte. In vielen Fällen ist die Art des beim Wachsthum stattfindenden Substanzgewinnes nicht bekannt. So wissen wir nicht, ob die Cellulose aus einer Lösung abgeschieden wird oder aus einem höher zusammengesetzten Körper durch Abspaltung entsteht. Da kein in der Pflanze vorkommender Stoff bekannt ist, der Cellulose unverändert in Lösung bringt, und überhaupt mit Ausnahme des Kupferoxyd-Ammoniaks kein Lösungsmittel dieses Körpers bekannt geworden ist trotz überaus zahlreicher diesbezüglicher Versuche, so ist es unwahrscheinlich, dass die Cellulose in der Pflanze aus einer Lösung abgeschieden wird. Viel wahrscheinlicher ist die zweite Alternative. Es kann die Cellulose in analoger Weise wie die mit ihr isomere Stärkesubstanz durch Anhydridbildung aus Zucker entstehen oder von hoch zusammengesetzten Körpern, z. B. Eiweisskörpern, abgespalten werden. Es ist auch gar nicht ausgeschlossen, dass die Ausscheidung der Cellulose durch verschiedene chemische Processe erfolgt.

Es beruht also die sowohl beim Wachsthum der Organismen als auch bei jenem der Anorganismen stattfindende Ausscheidung fester Substanz auf den gleichen mechanischen Ursachen, und zwar bei beiden Kategorien von Körpern zum Theile auf der ausschliesslichen Wirkung von molecularen Kräften, zum Theile auf diesen unter Mitwirkung chemischer Processe.

Aber auch die Verbindung der festen Stofftheilchen, welche bei dem das Wachsthum unterhaltenden Substanzgewinne stattfindet, ist sowohl bezüglich der Organismen als auch der Anorganismen auf die Thätigkeit der gleichen molecularen Kräfte zurückzuführen.

---

[1]) Böhm, Ueber Stärkebildung aus Zucker. Botan. Zeitung (1883), p. 33.

Schon in der Einleitung (p. 10) ist dargelegt worden, dass eine (moleculare) Intussusception nicht etwa ein bloss für das Wachsthum der lebenden Substanz charakteristischer Vorgang sei, sondern dass eine solche (moleculare) Zwischenlagerung auch bei Anorganismen stattfindet. So wachsen die Traube'schen Zellen durch Intussusception, und auch der Austausch von Magnesium gegen Calcium in einem Calcitkrystalle, der sich in einer Lösung eines Magnesiasalzes befindet, ist auf den genannten Process zurückzuführen. Andrerseits ist ein (moleculares) Appositionswachsthum auch bei Organismen anzunehmen, und es hat selbst der Begründer der modernen Intussusceptionstheorie für das Wachsthum des Micelles eine Vergrösserung durch Apposition angenommen, und bloss das Wachsthum der lebenden Gebilde suchte er auf eine Zwischenlagerung von Micellen zwischen die schon vorhandenen zurückzuführen. Auch ist es ja, wie schon früher angedeutet, selbstverständlich, dass die Intussusception Apposition voraussetzt, denn es muss doch offenbar zuerst eine Anlagerung von Molecülen stattgefunden haben, bevor sich zwischen diese neue Molecüle einschieben können.

Es wird also die Substanzzunahme sowohl eines wachsenden organischen Gebildes als einer leblosen Masse durch dieselben molecularen Kräfte bewirkt und es erfolgt der Zuschuss an fester Substanz bei Organismen und Anorganismen in gleicher Weise, nämlich theils durch Apposition, theils durch Intussusception.

Dazu ist Zweierlei zu bemerken. Erstens dass die Apposition ein einheitlicher Vorgang ist, was von der Intussusception nicht ausgesagt werden kann, selbst wenn dieselbe, wie es hier geschieht, in beschränktem Sinne, als ein molecularer Vorgang betrachtet wird; zweitens, dass der Nachweis, ob moleculare Apposition beziehungsweise moleculare Intussusception bei einem concreten Wachsthumsprocess thätig ist, nur in seltenen Fällen mit Sicherheit festgestellt werden kann.

Was den ersten Punkt anbelangt, so ist zunächst klar, dass die moleculare Apposition nur auf einfacher molecularer Anziehung der

kleinsten Substanztheilchen beruht. Die moleculare Intussusception ist hingegen ein Process, der auf sehr verschiedene Ursachen zurückzuführen ist. Das Wachsthum der Traube'schen Zelle ist ein Vorgang, bei welchem Diffusion und moleculare Anlagerung betheiligt sind, unter Mitwirkung einer Druckkraft, welche durch die Osmose beigestellt wird. Andere Ursachen hat die Intussusception bei dem oben genannten Calcitkrystall. Indem Lösungen in eine quellbare Substanz diffundiren, und in dieser durch chemische Processe feste Substanz deponirt wird, erfolgt auch eine Zwischenlagerung kleinster Substanztheilchen zwischen die schon vorhandenen. Dies ist auch Intussusception, und diese Form der Zwischenlagerung spielt offenbar beim Substanzgewinn wachsender organischer Gebilde eine bedeutende Rolle. Die Verschiedenheit dessen, was man als moleculare Intussusception zu begreifen hat, spricht sich auch darin aus, dass dieser Vorgang wohl in der Regel, aber nicht immer zu einer Substanzvermehrung führen muss. Wenn ein Calcitkrystall in der Lösung eines Magnesiasalzes liegt und der Austausch der metallischen Elemente stattfindet, so ist dies Intussusception, aber eine Form derselben, welche mit Substanzgewinn nicht verbunden ist. Bei dem regen Stoffwechsel, welcher in der lebenden Substanz stattfindet, dürfte diese Form der Intussusception wohl auch im Organismus auftreten.

In Bezug auf den zweiten oben bezeichneten Punkt ist zunächst zu bemerken, dass ein directer Beweis für das Auftreten einer molecularen Apposition, beziehungsweise einer molecularen Intussusception weder für wachsende Organismen, noch für wachsende Anorganismen zu führen ist, und dass man nur in den einfachsten Fällen, wie solche wohl bei wachsenden anorganischen Körpern, nicht aber — so weit unsere bisherigen Kenntnisse reichen — bei wachsenden organisirten Gebilden vorkommen, auf indirecte Weise den sicheren Nachweis der Wirksamkeit des einen oder des anderen Processes zu führen im Stande ist.

So führt die Homogenität eines Krystalls und die Uebereinstimmung der chemischen Beschaffenheit einer Krystallsalzlösung, beziehungsweise einer bei niederer Temperatur krystallisirenden Schmelze,

mit der auskrystallisirten Substanz, in Verbindung mit der Oberflächenzunahme der Neubildung darauf, dass die in diesen Fällen ausgeschiedenen Krystalle durch Apposition (speciell durch Juxtaposition) aufgebaut wurden. Dass bei dem Aufbaue eines Calcitkrystalles, welcher durch Einwirkung einer Magnesiasalzlösung dolomitisch wurde, ein Austausch von Calcium gegen Magnesium stattgefunden hat, also Intussusception im Spiele war, geht aus dem Vergleich der chemischen Beschaffenheit der Lösung mit jener des sich successive umwandelnden Krystalles, endlich auch aus der Isomorphie von Calcit und Magnesit hervor. Auch der ganze Verlauf der Entstehung einer Traube'schen Zelle deutet auf eine Mitwirkung der Intussusception bei der Vergrösserung eines solchen Gebildes hin, obgleich auch der Apposition eine mehr oder minder grosse Rolle bei diesem Wachsthumsprocesse zugesprochen werden muss, namentlich wenn, wie dies von mehreren Seiten geschehen ist, intermittirend auftretende Rissbildungen in der entstehenden Haut angenommen werden, welche allerdings durch Einfügung, aber durch Einfügung apponirter Molecüle aufgehoben werden. So einfach der Process der Entstehung und des Wachsthums einer Traube'schen Zelle ist, so ist man doch noch nicht im Reinen über die hiebei stattfindenden molecularen Processe.

Nun denke man an die organischen Bildungen. Direct können wir natürlich das Spiel der molecularen Kräfte bei deren Wachsthum nicht verfolgen. Ein indirecter Beweis für eine bestimmte Entstehungsform lässt sich bei dem Stande unserer derzeitigen Erfahrungen nicht führen, weil wir in der Regel den chemischen Vorgang, welcher das Wachsthum begleitet, ja in vielen Fällen, wie wir gesehen haben, beherrscht, nicht kennen, und wenn wir ihn kennen, derselbe so complicirt ist, dass wir aus demselben nicht auf die Form des hiebei resultirenden Substanzgewinnes schliessen können. Viele Forscher sprechen mit Sicherheit von einem Appositionswachsthum der Zellhaut, andere mit ebenso grosser Sicherheit von einem Intussusceptionswachsthum des gleichen Zellenbestandtheils. Nun kann aber heute noch Niemand sagen, auf welche Weise die Cellulose gebildet wird: ob sie aus einer Lösung hervorgeht, ob sie durch Anhydrirung aus

Zucker, ob sie durch Umlagerung aus einem isomeren Kohlenhydrat, ob sie aus einem Glykosid abgespalten, ob sie aus Eiweiss oder einem anderen hoch zusammengesetzten Körper abgeschieden wird. Also nicht einmal die Frage ist entschieden, ob sie durch einfachen Entzug des Lösungsmittels unverändert abgeschieden wird oder durch einen chemischen Process neu bei der Zellhautbildung entsteht; und dennoch will man genau wissen, wie die Molecüle sich gruppiren, indem die feste Zellhaut abgeschieden wird.

Ich behaupte, dass das, was die meisten Botaniker Apposition und Intussusception nennen, nämlich die diesen Begriffen zu Grunde gelegten molecularen Processe, bezüglich der organischen Gebilde in keinem einzigen Falle als factisch vorhanden erwiesen wurden. Nur in jenen einfachen Fällen, wo Diffusionsprocesse eine Einlagerung von Substanz hervorriefen, kann Intussusception angenommen werden; sonderbarerweise werden aber solche Fälle von Substanzeinlagerung gewöhnlich nicht in die Kategorie der Intussusceptionsphänomene gestellt.

Wenn beispielsweise eine Partie des Protoplasmas die Haut verdickt und später durch unbekannte Processe in Zellhaut umgewandelt wird, so nennen dies manche Botaniker Apposition. Es ist dies aber gar kein molecularer Anlagerungsprocess, sondern ein Differenzirungsprocess, welcher die Hautbildung einleitet. Aus einer so differenzirten Hautanlage gehen später erst Cellulose und die anderen Hautbestandtheile hervor, entsteht überhaupt erst die Haut, und es ist ganz falsch, diese Umwandlung des Protoplasmas in Haut als moleculare Apposition zu betrachten. Das Protoplasma lebt; in demselben gehen Stoffwechselprocesse vor sich; es ist deshalb im höchsten Grade wahrscheinlich, dass hier hauptsächlich moleculare Intussusception stattfindet. Es ist aber gegenwärtig unmöglich, selbst auf indirectem Wege zu beweisen, wie viel in diesem Falle während des Substanzgewinnes der Haut auf moleculare Apposition und wie viel auf moleculare Intussusception zu stellen ist.

Was ich hier an einem Beispiele gezeigt habe, gilt für das Wachsthum aller organisirten Bildungen. Wir können nur sagen,

dass der Substanzgewinn, welcher beim Wachsthum resultirt, auf molecularer Apposition und molecularer Intussusception oder auf beiden beruht; wir können aber wegen der Complication der Vorgänge den factischen Verlauf dieses Processes nicht verfolgen, nur lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass bei dem intercalaren Charakter fast alles organischen Wachsthums die Intussusception vorherrschen wird.

Was bisher von Seite der Botaniker in Betreff der molecularen Intussusception behauptet wurde, ist, abgesehen von jenen schon mehrfach berührten Vorgängen, welche auf blosser Diffusion oder auf dieser und durch dieselbe eingeleiteten chemischen Processen beruhen, Alles durchaus hypothetischer Natur.

Es sind aber selbst die hypothetischen, das moleculare Intussusceptionswachsthum betreffenden Ansichten durchaus nicht geklärt und gruppiren sich um zwei Centren, von denen das eine durch die Nägeli'sche, das andere durch die Sachs'sche Lehre repräsentirt ist. Wie sich gleich zeigen wird, widersprechen sich zum Theile diese beiden Lehren.

Der Kern der Nägeli'schen Lehre des Intussusceptionswachsthums ist schon im historischen Theile dieser Schrift blossgelegt worden. Es hat allerdings schon Schwann die Intussusception als einen molecularen Vorgang aufgefasst, aber erst Nägeli führte diesen Gedanken unter Zugrundelegung einer molecular-physikalischen Hypothese in seiner Micellartheorie mit Consequenz durch. Es erfolgt nach Nägeli's Lehre das Wachsthum jedes Micells — das als ein für Flüssigkeiten undurchdringliches Krystallkörperchen angesehen wird — durch Apposition, das Wachsthum des betreffenden organischen Gebildes, z. B. eines Stärkekorns oder einer Zellhaut, durch Intussusception. Die Einlagerung neuer Micelle zwischen die schon vorhandenen geschieht entweder gleichmässig oder ungleichmässig. Das gleichmässige Wachsthum setzt nicht nur untereinander gleiche, sondern auch gleichaxige Micelle voraus. Da das ungleichmässige Wachsthum im Pflanzenkörper vorherrscht, so ist anzunehmen, dass die Micelle nur selten gleich und gleichaxig sind. Es ist im

historischen Theile (p. 35) näher auseinandergesetzt worden, dass nach Nägeli's Theorie die Einlagerung neuer Micelle dort stattfinden wird, wo die die Micelle umkleidenden Wasserhüllen am grössten sind; dort ist nicht nur der grösste Raum zur Einlagerung, sondern auch die geringste Cohäsion, so dass hier nicht nur der meiste Raum, sondern auch der geringste Widerstand den sich einschiebenden Micellen geboten wird.

Diese Vorstellung über den bei der Intussusception stattfindenden molecularen Vorgang hat sich Nägeli bei dem Studium der Stärkekörner gebildet, und er übertrug dieselbe zunächst auf die Zellhaut, endlich auf das Wachsthum aller organisirten Theile der Pflanze.

Bezüglich des Intussusceptionswachsthums der Zellhaut vertritt Sachs[1]) eine andere Ansicht. Da bekanntlich das Wachsthum von aus behäuteten Zellen zusammengesetzten Pflanzentheilen sichtlich durch den Turgor dieser seiner Zellen begünstigt wird, beispielsweise in welken Stengeln das Längenwachsthum ganz stillsteht, während prall mit Saft gefüllte (wachsthumsfähige) Stengel relativ sehr stark in die Länge wachsen, so überlegte Sachs, ob nicht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Wachsthum und Turgor bestehe. Turgescente Zellen besitzen stark gedehnte Zellhäute. Hebt man den Turgor solcher Zellen, sei es durch Welkenlassen, sei es durch wasserentziehende Mittel, auf, so ziehen sich die Zellwände in Folge Aufhebung des auf ihnen lastenden osmotischen Druckes zusammen und der ganze Pflanzentheil wird, wie sich durch Messung leicht constatiren lässt, kürzer. Da nun neuer Wasserzutritt zunächst den Turgor steigert und bald hierauf eine nicht mehr rückgängig zu machende Verlängerung des betreffenden Pflanzentheiles eintritt, so betrachtet Sachs den Turgor und die damit verbundene starke Imbibition der Zellhaut als Ursachen des Wachsthums. Er stellt sich vor, dass durch den grossen osmotischen Druck, den in turgescirenden Zellen Protoplasma und Zellsaft auf die Zellhaut ausüben, die Molecüle der letzteren so weit auseinander gedrängt werden, dass

[1]) Lehrbuch der Botanik. 3. Aufl. Leipzig (1873) p. 699.

für die Einlagerung neuer Molecüle Raum geschaffen wird. Da die Molecüle in Folge des radialen Druckes sich aber nur in tangentieller Richtung entfernen, hingegen in radialer geradezu sich einander nähern müssen, so ist ersichtlich, dass sich auf diese Weise nur das Flächenwachsthum der Zellhaut erklären lässt. Sachs hält es für gewiss, dass die Einlagerung neuer Massentheilchen der Zellhaut erst durch Imbibition und Turgor möglich wird.[1]) Die Vorstellung, welche Sachs über die Kräfte entwickelt, welche angeblich die Molecüle der wachsenden Substanz so weit entfernen, dass eine neue Einlagerung ermöglicht wird, kann keine so allgemeine Geltung haben wie jene, welche Nägeli über denselben Gegenstand ausgesprochen und die wir vorher in Kürze mitgetheilt haben. Das Nägeli'sche Schema der Intussusceptionsmechanik lässt sich auf jede Form des intercalaren Wachsthums und auf jeden festen Zellenbestandtheil anwenden, während die Sachs'sche Hypothese nur auf das Flächenwachsthum der Zellhaut passt. Wenn die Sachs'sche Lehre sich bewahrheiten würde, so müsste es als eine logische Consequenz derselben angesehen werden, dass der Turgor das Dickenwachsthum — soferne dasselbe auf Intussusception beruht — herabsetzt, weil durch denselben die Wandmolecüle in radialer Richtung einander relativ genähert werden. Diese Folgerung findet aber in den Thatsachen keine Stütze.

Dass der Turgor ein wichtiges Erforderniss des Wachsthums bildet, ist nicht zu bestreiten, da die Beziehungen zwischen Turgor und Wachsthum, durch die Forschungen von de Vries[2]) auf das genaueste experimentell festgestellt, eine förderliche Einwirkung des Saftdruckes auf das Wachsthum ergeben haben. Der genannte Forscher hat aus seinen plasmolytischen Studien den Satz abgeleitet, dass mit der Grösse der Turgorausdehnung die Grösse und Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den Partialzonen der wachsenden Organe steigt und fällt.

[1]) l. c. p. 700.

[2]) H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig (1877).

Aus dieser Abhängigkeit des Längenwachsthums von der Turgescenz darf aber noch nicht der Schluss abgeleitet werden, dass der osmotische Druck der Zellflüssigkeit die Ursache der (molecularen) Intussusception sei und dass dieser Druck die gegenseitige Entfernung der Moleciile zum Zwecke der Einlagerung neuer Massentheilchen begründe; aber noch weniger darf behauptet werden, dass der Turgor die Ursache des Wachsthums bilde.

Lange vor Sachs hat schon Nägeli aus der Form der Zellen geschlossen, dass der hydrostatische Druck der Zellflüssigkeit zum mindesten nicht die Ursache der während des Wachsthums stattfindenden Gestaltänderung der Zellen sein könne, da derselbe auf alle Punkte der Haut gleich stark wirkt, und mithin, gleiche Cohäsion vorausgesetzt, unter der Voraussetzung, dass der Turgor die Ursache des Zellhautwachsthums bilde, die Gestalt der Zelle stets eine kugelförmige sein müsse. Wenn aber eine unter dem Einflusse des Saftdruckes sich vergrössernde Zelle eine andere Gestalt als die einer Kugel annimmt, so liegt der Grund hiefür entweder in verschiedener Cohäsion der Zellwandtheile oder in einer activen Bethätigung der Zellhaut während des Wachsthums. Da Nägeli durch Messung normaler und plasmolytisch gemachter Spirogyren eine gleichstarke Dehnbarkeit der Zellhaut dieser Alge nach longitudinaler und transversaler Richtung constatirte, die Zellen dieser Alge aber cylindrisch sind, so folgt, dass in verschiedener Cohäsion der Zellhautantheile die Ursache des ungleichmässigen Wachsthums nicht gesucht werden dürfe, mithin der Turgor für die während des Wachsthums stattfindenden Gestaltänderungen bedeutungslos sei, also ausser dem Turgor noch andere Wachsthumsursachen massgebend wirken müssen.

Es ist also der Nägeli'schen Theorie gegenüber der Sachs'schen der Vorzug einzuräumen. Welche Bedenken indess der ersteren entgegenstehen, wurde schon früher erörtert, und in der Folge wird noch dargelegt werden, dass dieselbe selbst im Falle, als ihre Voraussetzungen richtig wären, doch unvermögend ist, alle Formen des intercalaren Wachsthums zu erklären.

Beide Theorien haben sich mit Rücksicht auf das Wachsthum der festen Theile der Zelle ausgebildet. Nun wächst aber nach der herrschenden Lehre auch das Protoplasma und der Kern durch Intussusception. Es ist begreiflich, dass zur Erklärung der Einlagerungen neuer Massentheilchen zwischen die weichen und wasserreichen Theile des Protoplasmas und des Kerns nicht jene grossen Kräfte erforderlich sind, welche herangezogen werden müssen, um die Einlagerung der Molecüle oder Micelle in die feste Wand verständlich zu machen. Wie im historischen Theile angegeben wurde (p. 68), hält Bütschli es gar nicht für nothwendig, das Wachsthum des lebenden Zellenleibes durch Intussusception zu erklären. Nach seiner Ansicht treten die zur Ernährung der Protoplasmen dienenden Substanzen in gelöstem Zustande in die flüssigen Theile des Protoplasmas ein und schieben die feste Substanz stellenweise auseinander, wodurch neue, mit Flüssigkeit gefüllte Räume zwischen der festeren Protoplasmasubstanz entstehen, in welche die »neuen Plasmamolecüle« angelagert werden.

Nun scheint mir aber Bütschli zu weit zu gehen, wenn er die Intussusception im lebenden Zellenleibe geradezu in Abrede stellt. Denn eine Einwanderung neuer Substanz zwischen die schon vorhandene findet im Protoplasma und Kern zweifellos statt. Nur ist der Vorgang offenbar ein einfacher und es kann die (moleculare) Intussusception solcher wasserreicher weichen Massen durch Diffusion oder durch diese in Verbindung mit chemischen Processen genügend erklärt werden.

Füge ich der eben dargelegten Divergenz der Meinungen über die Ursachen der Intussusception noch bei, dass manche Botaniker ein Wachsthum durch Intussusception selbst hinsichtlich der Membran gänzlich ausschliessen und das Wachsthum aller Zellentheile auf Apposition zurückführen, wobei die Oberflächenvergrösserung nur durch dehnende Kräfte vermittelt werden soll, welche vom Zellinhalte ausgehen, andere Botaniker aber eine Mittelstellung einnehmen, in dem sie das Wachsthum der Zelltheile theils durch Apposition, theils durch Intussusception erfolgen lassen, so ergibt sich die grosse Un-

klarheit und Unsicherheit, welche sowohl über die Frage besteht, ob die organisirten Gebilde durch Intussusception zu wachsen befähigt sind, als darüber, auf welche mechanischen Ursachen die Intussusception, falls eine solche eintritt, zurückzuführen sei.

Trotz vielfacher Auslegung des Wachsthumsmodus hält aber die Mehrzahl der Botaniker doch noch an dem Satze fest, dass das Wachsthum durchaus auf (molecularer) Intussusception beruhe.

Nur wenige Forscher haben in richtiger Erkenntniss der Unzulänglichkeit aller bisherigen Versuche, das interstitielle und überhaupt das Wachsthum der Zelle und ihrer lebenden Theile zu erklären, das Geständniss abgelegt, dass die Ursachen des Wachsthums derzeit unbekannt seien. So beispielsweise Klebs[1]), welcher nach einer eingehenden Discussion der bisherigen sogenannten »Mechanik des Wachsthums« die Wachsthumsursachen als derzeit noch unbekannt erklärt. —

Eine ausreichende oder im Hinblick auf die Thatsachen annehmbare Erklärung des organischen Wachsthums ist also bisher nicht gegeben worden. Das aber kann aus den bisherigen Darlegungen abstrahirt werden, dass der Substanzgewinn, welcher bei der Massenzunahme von Organismen und Anorganismen resultirt, in beiden Fällen auf die gleiche Weise zu Stande kommt, nämlich theils durch moleculare Apposition, theils durch moleculare Intussusception.

Ehe ich zur Erörterung des specifisch organischen Wachsthums übergehe, will ich in Kürze die schon früher (p. 204) angeregte, aber auf später verschobene Frage discutiren, ob die Assimilation der zellbildenden Substanzen mit dem Wachsthum zusammenfällt oder nicht.

Ich schränke die Frage insoweit ein, dass ich nur auf jene Stoffmetamorphosen Rücksicht nehmen will, welche bei dem Wachs-

---

[1]) Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Arbeiten des botan. Instituts zu Tübingen. Bd. II (1887), p. 564.

thum unmittelbar betheiligt sind, und nur jene Stoffzunahme während dieses Processes beachten will, welche durch die Ausscheidung fester Substanz gegeben ist.

Mit Ausnahme der oben gegebenen Andeutungen ist, so viel mir bekannt, die Lösung dieses Problems nicht in Angriff genommen worden. Es lässt sich für gewisse Fälle die gestellte Frage mit Bestimmtheit beantworten, für andere aber nicht. Wenn nämlich die feste Substanz, welche sich den schon vorhandenen organischen Theilen angliedert, in Folge eines chemischen Processes entstanden ist und hiebei in unlöslicher Form abgeschieden wurde, so ist einleuchtend, dass das entstandene chemische Individuum in dem Moment zur Structurbildung herangezogen wurde, in welchem es entstanden ist. In diesem Falle erfolgen also Assimilation und Wachsthum gleichzeitig. Unter der sehr berechtigten Voraussetzung, dass bei der Wandbildung die Cellulose nicht aus einer Lösung ausgeschieden, sondern aus anderen Stoffen durch chemische Einwirkung gebildet wird, muss angenommen werden, dass sie in demselben Augenblicke, in welchem sie entstanden ist, auch schon zur Zellhautbildung herangezogen wird. Bezüglich jener Assimilationsproducte, welche von Lösungen ausgeschieden werden, gilt dies nicht. Da aber die meisten festen Theile der Organismen unmittelbar in Folge chemischer Umbildungen entstehen und wohl nur wenige sich nach Art von Krystallen einfach aus Lösungen ausscheiden, so kann als wahrscheinlich ausgesprochen werden, dass die Assimilation der an der Gewebebildung Antheil nehmenden Stoffe mit dem Wachsthum der betreffenden Gewebe gewöhnlich zusammenfällt, indem die durch Assimilation entstehenden, fest ausgeschiedenen Stoffe sofort dort an- oder eingelagert werden, wo wir sie in der Zelle finden.

So wie die Assimilation dem Wachsthum vorausgehen kann, so kann sie ihr auch folgen, d. h. in den schon geformten und noch lebenden Theilen der Zelle können nachträgliche Stoffmetamorphosen eintreten, welche entweder ein neues Wachsthum einleiten oder ohne jede Volums- oder Gewichtsvermehrung ablaufen, vielleicht sogar mit einer Volums- oder Gewichtsverminderung verbunden sind und in

diesen Fällen selbstverständlich kein Wachsthum herbeiführen. Dabei können aber die neu entstandenen Stoffe andere Functionen des lebenden Organismus übernehmen.

Ausgewachsene Zelltheile erfahren häufig in Folge fortgehenden Stoffwechsels eine chemische Veränderung. Solche Stoffmetamorphosen sind namentlich in der Zellhaut häufig und leicht nachweislich. Es kann nun die Frage entstehen, ob nicht in lebenden Pflanzenzellen ein Stoffwechsel stattfindet, der ohne wesentliche Aenderung der Beschaffenheit sich vollzieht, mit anderen Worten, ob nicht auch in den Pflanzengeweben, ähnlich wie in den thierischen Geweben, eine Regeneration stattfindet. Es ist diese Frage wohl schon angeregt, aber bisher noch nicht beantwortet worden.[1]) Es scheint, dass mit Rücksicht auf die Thatsache, dass manche Zellen viele Jahre hindurch leben und fungiren, wie z. B. die Gewebselemente einer Tannennadel oder die Markstrahlen vieler Holzgewächse, die gestellte Frage nicht ohneweiters verneint werden könne. —

Das organische Wachsthum erfordert also Assimilation der zu organisirenden Substanz; es fällt aber, wie es scheint, sehr häufig der Process der Assimilation mit dem des Wachsthums zusammen; es kann indess die Assimilation auch über das Wachsthum hinaus noch anwähren, wobei Zustände geschaffen werden, die entweder zu neuerlichem Wachsthum führen, oder die das Wachsthum nicht weiter beeinflussen.

Da die Assimilation der in die lebenden Gebilde eindringenden Stoffe eine Bedingung des organischen Wachsthums bildet, so scheint hiemit wieder ein Unterschied zwischen dem Wachsthum der Organismen und der Anorganismen gegeben zu sein. Dieser Unterschied ist in der That ein sehr grosser, aber bei genauerer Betrachtung doch nicht so durchschlagender Art, als dass mit Zuhilfenahme desselben das organische Wachsthum von dem anorganischen durchaus scharf geschieden werden könnte. Denn erstlich gibt es

[1]) Vgl. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 3. Aufl. p. 334.

anorganische Bildungen, welche gleich den meisten organischen in demselben Momente substantiell und morphologisch entstehen, wofür die Häute der Traube'schen Zellen ein gutes Beispiel bilden; und zweitens können, zumal bei saprophytischen Organismen, die aufgenommenen Stoffe ausnahmsweise ohne chemische Umgestaltung zur Organisirung herangezogen werden. So rührt nach den Untersuchungen von van Tieghem[1]) die Stärkesubstanz, welche im *Bacillus Amylobacter* auftritt, direct von Stärke her, die dieser Spaltpilz von aussen aufgenommen hat.

Es scheint mir passend, an dieser Stelle auf eine Bemerkung van Tieghem's über die Beziehung zwischen Substanzaufnahme und Wachsthum einzugehen.[2]) Der genannte Forscher unterscheidet mit Rücksicht auf die Art der Substanzzufuhr zwei Arten des Wachsthums: »la croissance par assimilation« und »la croissance par adjonction«. Die erste Art des Wachsthums ist dadurch charakterisirt, dass die zum Wachsthum erforderliche Substanz als Nahrung oder als Reservestoff aufgenommen und während des Wachsthums assimilirt wird. Diese Wachsthumsform ist thatsächlich vollständig begründet und nach meiner oben dargelegten Auffassung die vorherrschende. Unter croissance par adjonction versteht van Tieghem ein Wachsthum durch Einführung protoplasmatischer Substanz in die schon vorhandene von anderen Zellen oder Orten her. Dass eine solche Beifügung lebender, also schon geformter Substanz zum Protoplasma existirt, ist durch die Copulation von Gameten, z. B. durch das Eindringen der Spermatozoiden in die Eizelle, bewiesen. Da van Tieghem aber durch diese Wachsthumsform das intercalare Wachsthum der lebenden Substanz erklären will, bei diesem Vorgange aber eine Einführung lebender Substanz in die schon vorhandene nicht nachweislich ist, so ist diese Form des Wachsthums eine Hypothese. Durch diese von dem Autor nur ganz kurz skizzirte Hypothese wird dasselbe angestrebt, was ich durch die im Protoplasma angenommenen inneren Theilungen zu erklären versuche. Auf diesen wichtigsten

[1]) Traité de Botanique. I. p. 206.
[2]) l. c. p. 482.

Punkt meiner Wachsthumstheorie komme ich erst später zu sprechen. Ich will hier nur bemerken, dass ich in eine Kritik der van Tieghem'schen Hypothese nicht näher eingehen werde, weil der Autor in seiner nur gelegentlich vorgebrachten Darstellung jene Motive, welche ihn zu seiner Aufstellung bestimmten, nicht angeführt hat, und ich muss mich damit begnügen, auf diese letztere hingewiesen zu haben.

Ich habe bisher Dasjenige ausfindig zu machen gesucht, was allem Wachsen, dem organischen sowohl als dem anorganischen, gemeinsam ist. Es ist dies der Substanzgewinn als solcher, welcher, wie ich zeigte, in beiden Fällen auf Grund der gleichen mechanischen Kräfte erfolgt.

Nun handelt es sich um die Aufsuchung jener Processe, welche für das Wachsthum der lebenden Gebilde charakteristisch sind, die also das specifisch organische Wachsthum begründen.

Zu diesem Behufe knüpfe ich wieder an den oben (p. 195) citirten Satz Lamarck's an, will mich aber nunmehr an die zweite Seite seiner Parallele zwischen organischem und anorganischem Wachsthum halten und zeigen, dass das specifisch organische Wachsthum in der That eine Entwicklung ist, ein Process, welcher im Gebiete der leblosen Körper kein Analogon hat. Ich werde versuchen, so weit es mir möglich ist, diesen complicirten Process in seine Einzelnvorgänge zu zerlegen.

Das Evolutionswachsthum, wie ich das specifisch organische Wachsthum nennen will, da der Ausdruck Intussusception, wie ich dargelegt habe, bloss bestimmte Einzelnvorgänge des ganzen Wachsthum genannten Erscheinungscomplexes bezeichnet, beruht auf einer Summe von Organisationsprocessen, welche in den Einzelnfällen sich sehr verschieden combiniren und welche auch unterstützt werden können durch mancherlei einfache, mechanische Processe und ausserdem durch passive Dehnungen.

Bevor ich zur Aufsuchung der in das organische Wachsthum verwickelten einfachen Processe schreite, möchte ich den Unterschied, welcher zwischen der gewöhnlichen Substanzzunahme und dem Evolutionswachsthum besteht, durch ein einfaches Beispiel klar zu machen trachten.

Indem man das Wachsthum eines Blattes so weit verfolgt, als dies mit freiem Auge möglich ist, so erlangt man alsbald die Gewissheit, dass die Volumszunahme nicht durch Anfügung von aussen stattfinden kann. Da mit der Volumsvergrösserung eine Gewichtszunahme verbunden ist, so kann das Wachsthum des Blattes nicht auf einer blossen Ausdehnung der schon vorhandenen Substanz beruhen, sondern es muss nothwendigerweise eine Stoffeinlagerung in irgend einer Weise stattfinden. Wenn man nun von den Entwicklungsvorgängen, welche man an jedem Blatte mit Zuhilfenahme des Mikroskopes constatiren kann, nichts wüsste, so würde man sich offenbar eine Hypothese zur Erklärung der Erscheinung zurechtlegen, welche das Wachsthum auf Einschiebung kleinster Theilchen zwischen die schon vorhandenen zurückzuführen sucht. Man würde den interstitiellen Charakter des organischen Wachsthums begreifen, ihn aber auf Kosten eines einfachen mechanischen Vorganges stellen. Allein diese naive Auffassung müsste mit der Erkenntniss der Entwicklung des Blattes aus seiner zelligen Anlage aufgegeben werden. Indem man erkennt, dass jedes Blatt, und wenn es noch so complicirt gebaut und noch so massig entwickelt ist, sich im Grunde genommen stets auf eine Zelle oder auf einige wenige Zellen zurückführen lässt, aus welchen durch gesetzmässige Theilungen zahlreiche Zellen hervorgehen, die oft zu vielen Tausenden an dem Aufbaue eines Blattes Antheil nehmen, so gelangt man zu dem Resultate, dass das Wachsthum des Blattes nicht auf einer einfachen und gleichmässigen Einfügung von Substanz beruhe, sondern auf einem durch den lebenden Organismus unterhaltenen Bildungsprocess, der sich zunächst in der Neubildung von Zellen, die aber wieder ihr Volum vergrössern, äussert. Nun hat man bis jetzt angenommen, dass die Gewebs- und Organentwicklung specifisch organische Processe sind. Allein das

Wachsthum der Zelle und ihrer Theile soll nach der bisherigen Ansicht durch moleculare Processe unterhalten werden. Wenn man diesen Gedanken mit strenger Consequenz durchführt — und es ist dies, wie im historischen Theile dargelegt wurde, zumeist so geschehen — so befindet man sich auf dem Standpunkte Desjenigen, welcher, ohne den Bau und die Entwicklung des Blattes zu beachten, dessen Wachsthum durch einfache mechanische Vorgänge erklären will. Dies ist aber nicht mehr erlaubt, seitdem es gelungen, tief in die Organisationsverhältnisse der einzelnen Zellentheile einzudringen. Wir erkennen auch hier, z. B. an den Wandlungen des Kerns, organische Processe, welche das Wachsthum vermitteln, und können aus Thatsachen auf analoge, der directen Beobachtung sich entziehende, das organische Wachsthum begründende Vorgänge schliessen.

Fassen wir zuerst jene in das Evolutionswachsthum thätig eingreifenden, einfachen Processe ins Auge, welche der directen Beobachtung zugänglich sind.

Es sind dies folgende Vorgänge:

1. Die cellulare Apposition.
2. Die cellulare Intussusception.
3. Die Differenzirung bestimmter Plasmapartien zum Zwecke der Wachsthumsfortsetzung der Zellhaut.
4. Die Verwachsung von Zellen oder Zellentheilen zum Zwecke der Wachsthumsfortsetzung.

1. Die cellulare Apposition. Ich habe schon oben diesen Begriff präcisirt. Dieselbe kann erfolgen durch sichtliche Anlagerung von Zelltheilen zum Zwecke des Weiterwachsens gleichartiger oder ungleichartiger Zelltheile. Sie kann aber auch durch Anlagerung von Zellen zum Zwecke des Weiterwachsens von Geweben vor sich gehen.

Es lassen sich mithin drei Typen der cellularen Apposition unterscheiden.

a) Anlagerung gleichartiger Zelltheile. Es können Zellhautschichten sich an schon gebildete Zellhautschichten anlagern. So hat Strasburger[1]) im Anschlusse an die Beobachtungen von

[1]) Zellhäute, p. 34.

Pfitzer und Solms-Laubach gefunden, dass während des Dickenwachsthums der Bastzellen von *Taxus baccata* an der Innenseite der Zellhäute Kryställchen von Kalkoxalat angelagert werden, welche bei weiterem Dickenwachsthum von neuen Zellhautschichten bedeckt werden. Klebs[1]) bedient sich einer sinnreichen Methode, um eine direct nachweisliche Auflagerung neuer Zellhautschichten auf der Innenseite der schon gebildeten festzustellen. Er cultivirte eine bestimmte Form von *Zygnema* in einer einzehntelprocentigen Lösung von Eisenweinstein und bemerkte an der Innenseite der Zellhäute das Entstehen eines schwarzen Niederschlages (wahrscheinlich von gerbsaurem Eisen), welcher zumeist in Form kleiner Körnerhäufchen auftrat. Bei weiterer normaler Cultur erschienen diese künstlich hervorgebrachten Marken von neuen Zellhautschichten überdeckt. Von anderen einschlägigen Beobachtungen will ich nur noch auf die merkwürdigen Wachsthumsverhältnisse der Bastzellen des Oleanders und verwandter Pflanzen hinweisen, welche von Krabbe[2]) entdeckt wurden. Der genannte Forscher hat gezeigt, dass die Bastzellen des Oleanders Jahre hindurch wachsen. Im ersten Jahre sind sie — abgesehen von den conisch verschmälerten Enden — gleichmässig cylindrisch. Vom zweiten oder dritten Jahre an treten Wuchsverhältnisse ein, welche theils in der äusseren Form, theils in der Gestalt des Lumens zum Ausdrucke gelangen. Viele Bastzellen erscheinen in Folge secundären Wachsthums stellenweise fast blasig aufgetrieben mit stark erweitertem Lumen, viele sind local im Innern verdickt. In den aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden werden vom Cytoplasma aus neue Zellhautlamellen an die schon gebildeten aufgelagert, die von einander durch dünne Protoplasmapartien getrennt sind. Krabbe betont ausdrücklich, dass diese neuen Zellhautschichten nicht etwa durch (moleculare) Apposition gebildet werden,

---

[1]) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, in Pfeffer's Arbeiten des bot. Inst. zu Tübingen. Bd. II, p. 372 (1886).

[2]) Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVIII (1887), p. 362 ff.

sondern aus dem Cytoplasma auf eine einstweilen noch unerklärte Weise hervorgehen. Jedenfalls ist aber lebendes Protoplasma ein unbedingtes Erforderniss dieser Neubildungen.[1]) Nach Krabbe's Untersuchungen kann sich das Protoplasma der Oleander-Bastzelle 12 Jahre und sogar noch darüber hinaus lebend erhalten. Dabei bewirkt es nicht nur die Angliederung neuer Zellhautschichten, sondern auch die localen Erweiterungen und die später noch zu erwähnenden localen Verdickungen dieser Bastzellen.

Auch die merkwürdige Entstehung der äussersten Schichten der Pollenhäute durch Auflagerung vom Protoplasma der Mutterzelle her, welche durch die Untersuchungen von Schmitz, Strasburger u. A. so bekannt geworden sind, desgleichen die schon oben genannten »Neubildungen« an corrodirten Stärkekörnchen gehören in diese Kategorie der Wachsthumsformen.

b) Anlagerung ungleichartiger Zellentheile. Es sind nur wenige eclatante Fälle dieser Wachsthumsform bekannt. Das anschaulichste hieher gehörige Beispiel bildet die schon mehrfach beobachtete, zwischen den Zellhautschichten stattfindende Einkapselung von Protoplasma. So hat beispielsweise Krabbe gezeigt, dass in manchen Bastzellen des Oleanders nicht nur neue Zellhäute an die schon vorhandenen angelagert werden, sondern dass durch einen analogen Process Protoplasma sich angliedert und dann von neuen Zellhautschichten überlagert wird.

c) Apposition von Zellen. Als Beispiele dieser Wachsthumsform werden die Knochen,[2]) ferner Bast und Holz der Dicotylen und Gymnospermen[3]) genannt. Selbstverständlich kann mit dem gleichen

---

[1]) Krabbe, l. c. p. 412.

[2]) Das Wachsthum der Knochen beruht nach der herrschenden Lehre theils auf Apposition, theils auf Intussusception (häufig als interstitielles Wachsthum bezeichnet). Unter Apposition wird stets nur die Anlagerung neuer Elemente vom Periost aus verstanden. Nur mit dieser Wachsthumsform haben wir es hier zu thun. Die Ansichten über den Vorgang des interstitiellen Wachsthums sind getheilt.

[3]) Vgl. z. B. N. J. C. Müller, Allgemeine Botanik. I. Heidelberg (1880), p. 100 und 113, wo es heisst, dass die grobe Massenzunahme des Stammes der Waldbäume durch Apposition (Anlagerung von Phloëm- beziehungsweise Holzelementen), das Wachsthum der Zellen hingegen durch Intussusception erfolge.

Rechte auch das Wachsthum des Periderms und des Phelloderms als ein appositionelles bezeichnet werden.

Dass in all' diesen Fällen eine Auflagerung von Zellen auf schon vorhandene stattfindet, ist ganz augenscheinlich, desgleichen, dass diese Apposition von Bildungsgeweben ausgeht, deren Zellen durch Theilung die sich successive auflagernden Dauerelemente hervorbringen. Allein bei näherer Untersuchung wird man finden, dass hier, strenge genommen, schon ein gemischter Process stattfindet, nämlich die cellulare Apposition von einer cellularen Intussusception begleitet wird.

Verfolgen wir beispielsweise die Entstehung des Holzes und des Bastes (präciser gesagt, des Phloëms), so finden wir keineswegs die Breite (tangentialer Durchmesser) der Cambiumzellen in dem Verhältnisse zunehmen, als der Umfang des Stammes wächst, vielmehr erkennt man, wenigstens angenähert, ein Constantbleiben dieser Grösse. Daraus ergibt sich aber sofort, dass mit dem Dickerwerden des Stammes eine bestimmte Anzahl von Zellen neu gebildet wird, die also zwischen die anderen eingeschaltet erscheinen. Es wird also ein Theil der Zellen apponirt, ein anderer interponirt.

Unter der Annahme, dass die Cambiumzellen und die daraus hervorgehenden Holzelemente ihre Breite constant erhalten, lässt sich leicht berechnen, wie viele Zellen bei einer bestimmten Dickenzunahme des Stammes eingefügt werden. Bezeichnet m die Zahl der bei dem Dickenhalbmesser (des Stammes) r gebildeten peripheren Zellen, so bedeutet die Grösse

$$m\left(\frac{R}{r}\right)$$

die Zahl der neugebildeten peripheren Elemente, wenn der Dickendurchmesser des Organs auf R gewachsen ist. Der Zuwachs an neuen Zellen

$$m\left(\frac{R}{r}\right) - m$$

drückt zugleich die Zahl der Zellen aus, welche während der Dickenzunahme des Stammes von r auf R durch cellulare Intussusception entstanden sind.

Es begreift sich leicht, dass die Zahl der interponirten Zellen im umgekehrten Verhältnisse zur Breite der Zellen stehen muss. Wenn also mit der Dickenzunahme des Stammes die Breite der Zelle kleiner wird, so nimmt mit dem Weiterwachsen des Stammes die Zahl der durch cellulare Intussusception entstehenden Zellen zu. Im umgekehrten Falle nimmt die Zahl der interponirten Zellen ab.

Man hat in früherer Zeit behauptet, dass an einem und demselben Holzgewächs die Breite der Cambiumzelle constant bleibt (Mohl, Schacht). Spätere genaue Untersuchungen, welche wir Sanio[1]) verdanken, haben gelehrt, dass in den untersuchten Fällen (*Pinus silvestris*; Stamm- und Astholz) die Breite der Holzzellen (oder, was hier dasselbe ist, die Breite der Cambiumzelle) bis zu einer bestimmten Jahresgrenze zunimmt und dann constant bleibt. Die Zahl der durch Intussusception neugebildeten Zellen ist also, relativ genommen, anfangs klein und erhebt sich dann zu der oben angegebenen constanten Grösse.

Was hier bezüglich der vom Cambium ausgehenden Zellbildung gezeigt wurde, gilt mutatis mutandis für alle jene Gewebe, welche durch Bildungsgewebe nach radialer Richtung hin aufgebaut werden. In all' diesen angeblichen Fällen von (cellularer) Apposition ist factisch diese mit (cellularer) Intussusception verbunden.

Auch das an der Vegetationsspitze sich vollziehende Längenwachsthum der Stammgebilde wird häufig als ein Auflagerungsprocess betrachtet, obwohl sich gerade hier der intercalare Charakter der Neubildungen mit viel grösserer Schärfe zu erkennen gibt als bei der cambialen Production. Nimmt man den einfachsten Fall, nämlich eine mit Scheitelzelle abschliessende Stammspitze, so sieht man, dass die successive zur Anlage kommenden Tochterzellen intercalar entstehen, indem die Scheitelzelle erhalten bleibt; zwischen dieser und den schon vorhandenen Zellen schalten sich die neugebildeten Zellen ein, die allerdings anfänglich durch Auflagerung den Stamm auf-

[1]) Sanio, Ueber die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. Bd. VIII (1872).

bauen. Durch spätere perikline und antikline Theilungen werden neue Zellen interponirt. Es ist also auch beim Wachsthum der einfachst gebauten Vegetationsspitzen sowohl cellulare Apposition als auch cellulare Intussusception betheiligt. Aehnlich so verhalten sich aber auch die Vegetationsspitzen der höheren Pflanzen, an welchen das Meristem in Dermatogen, Periblem und Plerom gegliedert ist. In der Regel wächst das Dermatogen gänzlich durch cellulare Intussusception, die Hauptmasse des Meristems: Periblem und Plerom theils durch cellulare Apposition, theils durch cellulare Intussusception. In seltenen Fällen, wenn nämlich eine mehrschichtige Oberhaut gebildet wird (z. B. bei *Ficus elastica*) wird auch das Wachsthum des Dermatogens gleichzeitig von cellularer Apposition und cellularer Intussusception beherrscht. Durch perikline Theilungen entstehen hier neue Oberhautzellen, welche ähnlich so wie Peridermzellen aufeinandergelagert erscheinen. In jeder zur Oberfläche parallelen Schichte entstehen aber neue Zellen durch Einschaltung.

2. Cellulare Intussusception. Die Einfügung von Zellen zwischen schon vorhandene durch Theilung ist ein ganz gewöhnlicher Vorgang und bildet fast in allen Geweben die Regel. Wir haben ja gesehen, dass selbst dort, wo eine strenge cellulare Apposition vorzukommen scheint, dieselbe gewöhnlich von cellularer Intussusception begleitet ist. Die Anführung besonderer Beispiele dürfte wohl überflüssig sein.

3. Differenzirungen. Sehr häufig schiebt sich in das Wachsthum bestimmter Pflanzentheile ein Vorgang ein, den man als Differenzirung bezeichnen kann. Einzelne anfangs homogen erscheinende Partien der lebenden Substanz erfahren eine Veränderung, während der Rest unverändert bleibt. Die veränderte Partie erfährt später gewöhnlich eine sehr weit gehende Umgestaltung.

Zu diesen Differenzirungen gehört die Umkleidung der nackten Protoplasmakörper mit Zellhaut, die Entstehung der Zellhaut inmitten behäuteter Zellen, die schichtenweise erfolgende Ablagerung von Membranschichten auf schon vorhandene Häute u. a. m.

Auf die Umbildung des Protoplasmas in Haut hat bekanntlich zuerst Pringsheim die Aufmerksamkeit gelenkt. Er nahm aber an, dass das Protoplasma direct in eine Cellulosehaut umgebildet werde, eine Annahme, welche schon im früheren Capitel richtiggestellt wurde. Die Behäutung von Primordialzellen ist eine Erscheinung, welche bei hautlos entstehenden Zellen in späteren Entwicklungsstadien fast regelmässig beobachtet wird, übrigens in neuerer Zeit, zumal bei niederen Pflanzen, nach künstlicher Blosslegung des Protoplasmas oftmals constatirt wurde. Die erste diesbezügliche Beobachtung rührt von Hanstein [1]) her, welcher zeigte, dass nach partieller Entfernung der Zellhaut bei *Vaucheria* eine Ausheilung stattfindet, indem eine im Wesentlichen mit der normalen Zellhaut übereinstimmende Membran über dem freigelegten Protoplasma gebildet wird. Analoge Beobachtungen wurden später von van Tieghem und Schmitz gemacht. Ersterer constatirte bei Mucorineen, letzterer bei Siphonocladiaceen, dass künstlich entfernte Membranstücke regenerirt werden, welche dem Protoplasma aufgelagert erscheinen. Für zahlreiche Algen (*Oedogonium*, *Zygnema*, *Cladophora* etc.) hat Klebs [2]) den interessanten und für die Beurtheilung des Wachsthums der vegetabilischen Zellhaut wichtigen Nachweis geliefert, dass in durch entsprechend concentrirte Zuckerlösungen plasmolysirten Zellen an der von der Zellhaut losgelösten Fläche des Protoplasmas neue Membranschichten gebildet werden. Aber auch an anderen Pflanzen gelang eine gleiche Neubildung der Zellhaut, so an Moosblättern (*Funaria hygrometrica*), an Farnprothallien (*Gymnogramme*), ja selbst an Blättern monocotyler Pflanzen (*Elodea canadensis*).

In welcher Art auch immer die Haut aus dem Protoplasma sich hervorbilden mag, immer ist es eine Partie des Protoplasmas, welche gegenüber dem übrigen Protoplasma (Cytoplasma) eine Veränderung erfahren hat. Am deutlichsten treten solche Differenzirungen wohl dort auf, wo innerhalb einer behäuteten Zelle durch Karyokinese neue Zellen

---

[1]) Hanstein, Botan. Abhandlungen Bd. IV. 2 (1880), p. 45—55.

[2]) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Arbeiten des botan. Instituts zu Tübingen. Bd. II, p. 550.

gebildet werden. Hier differenzirt sich, wie namentlich die Untersuchungen Strasburger's lehrten, eine Partie des Kern- und Zellplasmas und bildet sich, anfänglich noch protoplasmatisch bleibend, successive zur Haut um. Auch bei der freien Zellbildung im Embryosacke der Phanerogamen ist die Differenzirung des die Hautanlage bildenden Plasmas an der neuen Zellhautgrenze, wie gleichfalls Strasburger zuerst nachgewiesen hat, direct wahrzunehmen. Aber auch dort, wo die Zellhaut uns später in bestimmt unterscheidbare Schichten und Schichtencomplexe gesondert entgegentritt, muss angenommen werden, dass das Protoplasma vorerst schichtenweise sich umgestaltet hat, bevor aus demselben die unterscheidbaren Schichten hervorgegangen sind.[1])

Man darf heute überhaupt wohl schon die Behauptung aussprechen, dass, wo und auf welche Art eine Zellhaut aus dem Protoplasma sich differenzirt, diesem Processe stets eine Differenzirung des Protoplasmas vorausgeht: es ist dies die Umgestaltung einer peripheren Protoplasmapartie in Dermatoplasma. Wenn also beispielsweise eine Primordialzelle sich behäutet, so differenzirt sich vorher das Protoplasma in Dermatoplasma und Cytoplasma. Hat sich das Dermatoplasma von dem Cytoplasma differenzirt, so erfolgt die Hautbildung aus dem ersteren; und gewöhnlich auch unter dem Einflusse des letzteren, auch wohl des Zellkerns (s. oben p. 156). Dass aber auch unabhängig vom Cytoplasma eine Haut sich weiterentwickeln kann, das geht aus den oben (p. 157) angeführten Beobachtungen Cramer's hervor, welche lehrten, dass Hauttheile sogar stark zu wachsen befähigt sind, wenn sie mit Cytoplasma gar nicht in Verbindung stehen. Cramer erklärt diese Erscheinung auf Grund der Micellartheorie und meint, dass die in gelöstem Zustande aus dem Protoplasma der Haut zufliessenden Substanzen zum mittelbaren Aufbaue der Wand herangezogen werden, während ich das entschieden active und selbstständige Wachsthum dieser Hauttheile auf die Thätigkeit der in ihr enthaltenen lebenden Substanz, d. i. ihres Dermatoplasmas, stelle.

[1]) Siehe hierüber die sehr zutreffenden Bemerkungen Krabbe's in Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. XVIII (1887), p. 411 ff.

4*a*). Verwachsung von Zellen behufs Fortsetzung des Wachsthums. In manchen Fällen ist es für das spätere Wachsthum von Zellen oder Geweben erforderlich, dass eine Verbindung von Zellen mit anderen Zellen oder Geweben stattfinde. So ist es z. B. zur Weiterentwicklung der befruchteten Eizelle der Angiospermen erforderlich, dass dieselbe mit der Wand des Embryosackes verwachse. Durch diese Verbindung wird erst die weitere Ernährung und Entwicklung der Eizelle ermöglicht. Wie schon oben (p. 154) dargelegt wurde, kann diese Verbindung nicht als eine blosse Anklebung angesehen werden. Die befruchtete Eizelle tritt mit den Geweben des Nucellus in organischen Verband, das Cytoplasma der Eizelle ist durch das Dermatoplasma mit dem Cytoplasma der Nachbarzelle verbunden und die neu sich herstellende Verbindung der benachbarten Dermatoplasmen macht erst das weitere Hautwachsthum möglich.

Wenn Carpiden oder Carpidtheile miteinander verwachsen, so geschieht dies zunächst durch organische Verbindung bestimmter Zellen. Als einfachsten Fall nenne ich die Verwachsung der Carpidränder im Gynaeceum der Papilionaceen, wodurch erst die Bildung einer geschlossenen Hülse möglich wird. Diese Verwachsung geschieht bekanntlich in sehr frühen Entwicklungsstadien, zu einer Zeit, in welcher die Membranen der sich organisch vereinigenden Zellen noch ebenso lebend sind wie das Cytoplasma und der Kern. Die organische Verbindung der Zellen ist nur dann möglich, wenn die Dermatoplasmen sich zu einem neuen Ganzen vereinigen. Die Folge dieser Vereinigung ist die protoplasmatische Verbindung der verwachsenden Zellen, wodurch erst das weitere Wachsthum der Zelltheile ermöglicht wird.

Analoge Fälle kommen häufig vor; ich will hier aber nicht in Einzelheiten eingehen, sondern blos noch darauf hinweisen, dass bei künstlichen Verwachsungen nur jugendliche Zellen sich organisch miteinander verbinden können. In den Häuten solcher Zellen lässt sich oft Eiweiss oder lebende Substanz nachweisen. Die Verbindung der Elemente erfolgt in solchen pathologischen Fällen genau in

derselben Weise wie bei den oben angeführten normal auftretenden Verwachsungen.

4 *b*). Verwachsung von Zelltheilen zum Zwecke der Weiterführung des Wachsthums. Als prägnantestes, hierher gehöriges Beispiel führe ich die oben schon mehrfach berührte Entstehung des Periniums der Lebermoossporen an, welche, früher den verschiedensten Deutungen unterworfen, nunmehr durch die gründlichen Untersuchungen Leitgeb's[1]) vollständig aufgeklärt ist.

Das Perinium der Lebermoossporen umgibt die eigentlichen Sporen, welche, als solche betrachtet, nach aussen mit der Exine (Exosporium) abschliessen. Das Perinium gehört deshalb nicht der Spore an, wurde aber mit dieser in derselben Zelle gebildet. Es kann nur aus dem Periplasma der Mutterzelle oder aus den innersten Zellhautschichten der letzteren entstehen. Während früher das erstere angenommen wurde, zeigte Leitgeb auf das bestimmteste, dass das Perinium aus der Membran der Mutterzellhaut hervorgeht, und zwar in der Art, dass die innerste Schichte dieser Membran sich aus dem ursprünglichen Verbande löst und später mit der sporeneigenen Haut verbindet. Die Aufeinanderfolge von Loslösung und Verwachsung der früher genannten Zellentheile wird erst verständlich unter der Annahme von in der betreffenden Hautlamelle auftretender lebender Substanz. Durch diese Annahme werden die tiefgreifenden Veränderungen begreiflich, welche bei Umwandlung der angelagerten Zellhautschichte in das Perinium erfolgen. Bei *Anthoceros*, *Riccia* und anderen Lebermoosen umkleidet das Perinium die einzelnen Sporen, bei *Sphaerocarpon terrestre* hingegen die ganze Sporentetrade und bildet hier die zwischen den einzelnen Sporen gelegenen Scheidewände. Im ausgebildeten Zustande ist das Perinium von der sporeneigenen Haut chemisch stark different. Es ist nach den Angaben von Leitgeb cellulosefrei und verfällt nach Einwirkung einer mit Schwefelsäure versetzten Chromsäure sehr rasch der Wirkung dieses Reagens, während die Exinen sich noch lange intact erhalten. Anfangs

[1]) Leitgeb, Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute etc. Graz 1884.

eine homogene Haut, nimmt das Perinium schliesslich eine für jede Gattung charakteristische Sculptur an, indem in seiner äussersten Umgrenzung bestimmt orientirte Leisten, Falten etc. auftreten. Auch im Innern des Periniums gehen tiefgreifende organisatorische Veränderungen vor sich, indem die homogene Haut später von Körnchen und Stäbchen durchsetzt erscheint, die später undeutlich werden und miteinander zu verschmelzen scheinen.

Auch bei Gefässkryptogamen (*Osmunda, Equisetum, Lycopodium*) kommt ein Perinium vor. Auch hier scheint dasselbe durch Verwachsung der innersten sich organisch ablösenden Schichte der Specialmutterzellen mit dem Exosporium zu entstehen. —

Innere Zelltheilungen. (S. oben p. 85, 120.) Dieselben beherrschen fast die ganze Gewebebildung im Pflanzenreiche, denn abgesehen von wenigen Fällen, wo ursprünglich getrennte Zellen sich später zu einem Gewebe vereinigen (*Hydrodictyon* etc.), beruht die Entwicklung der Gewebe auf Theilungen von in Verbindung bleibenden Zellen.

Da aber die aus den Meristemen hervorgehenden Zellen sich entweder schichtenweise anlagern oder in irgend einer Weise eingeschoben werden, so fällt die auf inneren Zelltheilungen beruhende Wachsthumsform in die Kategorie der cellularen Apposition, beziehungsweise cellularen Intussusception.

Wir haben bisher zwei Formen des interstitiellen Wachsthums kennen gelernt, die cellulare Intussusception, welche sich in einer Einschiebung von durch Theilung entstandenen Zellen zwischen andere zu erkennen gibt, und die moleculare Intussusception, welche während des Wachsthums der Zellenbestandtheile als wirksam anzunehmen ist. Es entsteht nun die Frage, ob durch diese beiden Formen der Intussusception das geradezu zum Wesen des Organismus gehörige interstitielle Wachsthum schon erschöpft ist.

Man hat bisher angenommen, dass wohl das Wachsthum der Gewebe und Organe durch Organisationsprocesse vermittelt werde,

hingegen das Wachsthum der Zellenbestandtheile durchaus auf molecularen Processen beruhe. Nun sehen wir aber in der Zelle und in ihren lebenden Theilen so viele specifische Organisationsprocesse sich vollziehen, dass der Gedanke eines specifisch organischen Wachsthums der Zellen und Zellentheile nicht abzuweisen ist. Die Prüfung dieser Idee erscheint wohl auch umso berechtigter, als alle bisherigen Versuche, durch blosse moleculare Processe das Wachsen der Zellen und ihrer Theile zu erklären, durchaus unbefriedigend ausgefallen sind und, wie wir gesehen haben, zu den grössten Widersprüchen geführt haben.

Die innerhalb der Zellen stattfindenden Theilungen, die Theilung der Kerne, der Kernfäden, der Plastiden etc., haben mich zu der Hypothese geleitet, das intercalare Wachsthum der Zelle und ihrer Bestandtheile in analoger Weise auf innere Theilungen zurückzuführen, wie das Wachsthum des Blattes auf durch sichtliche Theilungen vermittelte Neubildung von Zellen zurückgeführt ist. Diese Hypothese ist in den vorangegangenen Capiteln schon von mehreren Seiten beleuchtet worden. Ich kann mich deshalb an dieser Stelle kurz fassen.

Aus schon früher angeführten Gründen muss angenommen werden, dass die Theilungsfähigkeit im Organismus weiter reicht, als durch thatsächliche Beobachtungen festgestellt werden kann. Da aber die organische Theilungsfähigkeit aus ebenfalls schon angeführten Gründen eine bestimmte Grenze einhalten muss, so müssen letzte Theilkörper angenommen werden. Es sind dies die Plasomen, welche alle organisirten Bestandtheile der Zelle zusammensetzen. Dieser Auffassung zufolge ist also jeder Zellenbestandtheil ein Aggregat von Plasomen. Diese verhalten sich zu den Zellen wie die Zellen zu den Geweben, und wie das Wachsthum der letzteren durch die Theilung der Zellen vermittelt wird, so vermitteln die Theilungen der Plasomen das Wachsthum der Zelle und ihrer lebenden Bestandtheile, d. i. des Protoplasmas, des Kerns, der Plastiden, der Chromatophoren etc.

Nach dieser meiner Auffassung wird das intercalare organische Wachsthum über die thatsächlich wahrnehmbaren Theilungen hinaus

bis zu einer bestimmten Grenze durch innere Theilung fortgesetzt, welche noch in Thätigkeit bleiben, wenn die sichtbaren Theilungen der Zellen schon ihr Ende erreicht haben. Denn mit dem Aufhören der Zelltheilungen steht das Wachsthum der Gewebe und Organe nicht stille, sondern es wachsen die Zellen weiter, in der Regel in so beträchtlichem Maasse, dass das Wachsthum der Gewebe und Organe mehr auf dem Wachsthum der Zellen als auf Zellvermehrung zu beruhen scheint. Die Zelltheile nehmen aber während des Wachsthums nicht nur an Substanz zu, wir sehen in ihrem Innern auch Organisationsveränderungen vor sich gehen: in der Membran treten Schichten und Streifen auf, bilden sich Cystolithen und andere innere und äussere Vorsprungsbildungen aus; im Protoplasma werden häufig Umgestaltungen sichtbar, noch deutlicher treten dieselben im Kerne auf, etc. All' dies berechtigt wohl zu der Annahme, dass hier nicht blosse moleculare, sondern organische Veränderungen vor sich gehen, und dass mithin das Wachsthum der Zellentheile ein organisches ist, welches, ähnlich wie das der Gewebe und Organe — freilich nur bis zu einer bestimmten Grenze — auf inneren Theilungen beruht.

Durch diese inneren Theilungen tritt eine Vermehrung der Plasomen des Dermatoplasmas, des Cytoplasmas etc. ein. Endlich hört die Theilungsfähigkeit der Plasomen auf und sie wandeln sich entweder durch noch andauerndes Wachsthum in andere organisirte Gebilde um, welche alsbald in einen Dauerzustand übergehen, oder sie werden aufgelöst. Die Plasomen des Dermatoplasmas bilden bis zu einer bestimmten Grenze neue Plasomen, welche sich zum Theile in Dermatosomen verwandeln. Die in abgestorbenen Zellhäuten zwischen den Dermatosomen vorhandene Bindesubstanz scheint aus desorganisirten Plasomen, welche die mannigfaltigsten chemischen Umgestaltungen erfahren haben, zu bestehen.

Die Plasomen des Cytoplasmas vermehren sich durch Theilung bis zu einer bestimmten Grenze. In absterbenden Zellen wachsen sie schliesslich zu nicht mehr theilungsfähigen Protoplasmakörnchen heran (s. p. 180, 188) oder werden desorganisirt. Bleiben theilungsfähige Plasomen in zu Dauerzellen gewordenen Zellen zurück, so können die letz-

teren wieder in das Theilungsstadium eintreten; sie können beispielsweise zu Folgemeristemzellen werden. Im Kerne führen die Theilungen der Plasomen und deren Verschmelzungsproducte (Kernfäden) zur Entstehung neuer Kerne und zum Wachsthum der Tochterkerne. Kerne, welche nicht mehr theilungsfähig sind, zerfallen in nicht mehr theilungsfähige Producte, nicht selten in Körnchen, welche sich, so viel ich gesehen, durch grosse Tinctionsfähigkeit von den Plasmakörnchen unterscheiden. Das Wachsthum der Plastiden beruht auf Theilung und späterem Wachsthum von Plasomen, desgleichen das Wachsthum der Chromatophoren. Erhält sich in diesen die Theilungsfähigkeit der Plasomen (Chlorophyllkörner der Luftwurzeln von *Hartwegia*, der Blätter von *Elodea* etc.), so sind sie selbst wieder theilungsfähig. Erlischt aber mit dem Heranwachsen der Chlorophyllkörner die Theilungsfähigkeit ihrer Plasomen, so sind solche Chromatophoren nicht mehr theilungsfähig. Dies ist der gewöhnliche Fall. Theilungsfähige Chlorophyllkörner verhalten sich zu theilungsunfähigen wie Dauerzellen, die noch zu Folgemeristemzellen werden können, zu solchen, welche diese Eignung nicht mehr besitzen. Ausgewachsene Chromatophoren bilden Zerfallsproducte, welche nicht selten in Form von Körnchen erscheinen, die aber nicht mehr theilungsfähig sind.

Während nach meiner Theorie alle sichtbar wachsenden Zelltheile durch auf dem Wege der Theilung vor sich gehende Neubildungen von Plasomen wachsen, ergänzt hingegen das Plasom nach erfolgter Theilung seine Masse bloss durch Wachsthum.

Dass der Substanzgewinn des Plasoms durch die Thätigkeit der Molecularkräfte erfolgt, kann nach den obigen Auseinandersetzungen nicht zweifelhaft sein. Es muss aber die das Volum vermehrende Substanz der schon vorhandenen sich anorganisiren, d. h. organisch an- oder eingliedern.

Wie nun die in das Plasom eintretenden oder in demselben gebildeten chemischen Individuen organisirt werden, d. h. wie die todten Bausteine sich in das lebende Ganze des Plasoms so einfügen, dass die organische Einheit bis zu einer bestimmten Grenze erhalten

bleibt, dann aber unter den Bedingungen des Wachsthums in einem bestimmten Momente aufgehoben wird und Theilung eintritt, ist uns völlig räthselhaft. Nur so viel lässt sich sagen, dass das Wachsen des Plasoms nur eine **Fortsetzung** seines eigenen Wachsens sein kann, eine Fortsetzung des Organisirens unter steter Mitwirkung der lebenden Substanz.

Während der Krystall als morphologisches Gebilde factisch **entsteht** und, einmal entstanden, die richtenden Kräfte in sich schliesst, welche die Anordnung der sich ausscheidenden und angliedernden Molecüle beherrschen, kann das Plasom nicht entstehen, sondern vermag nur während des Wachsthums die schon gegebene Organisation fortzusetzen. Zweifellos sind auch moleculare Kräfte bei der Fortsetzung des Plasomwachsthums betheiligt; allein diese Kräfte sind im Plasom in einer Weise complicirt, dass sie in jenen einfachen Verhältnissen, welche den Aufbau des Krystalls herbeiführen, ihr Analogon nicht finden; sie sind gegeben durch die schon vorhandene Organisation.

Trotz der offenbar grossen Complication der Bildungsprocesse, welche im wachsenden Plasom vor sich gehen, muss hiebei eine strenge Gesetzmässigkeit herrschen, da im grossen Ganzen die schon vorhandene innere Gestaltung beim Wachsen sich wiederholt. Eine Analogie zwischen Krystall und Plasom kann aus den angeführten Gründen und namentlich auch deshalb nicht aufgestellt werden, weil das Plasom als ein Mechanismus fungirt, wie schon der Vorgang der Theilung lehrt.

Kurzum, das Wachsen des Plasoms ist ein höchst complicirter Process, für welchen wir keinen anderen Ausdruck als »Organisiren« haben, womit gesagt sein soll, dass der mechanische, beim Wachsen stattfindende Process nach unserer dermaligen Einsicht nur mit den uns sichtlich vorliegenden, im lebenden Organismus thätigen Vorgängen verglichen werden kann. —

Es scheint mir nöthig, das Wachsthum der Zellhaut vom Standpunkte meiner Theorie aus einer besonderen Betrachtung zu unterziehen.

Die Annahme einer das organische Wachsthum der Zellhaut beherrschenden inneren Theilung stösst nur scheinbar auf Widerstände, und zwar auf dieselben, welche der Annahme der (molecularen) Intussusception entgegenstehen. Man nimmt nämlich in der wachsenden Zellhaut eine grössere Cohäsion an als den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, und muss deshalb, wie wir gesehen haben, zu grossen Kräften seine Zuflucht nehmen, um das Auseinanderweichen der Molecüle und Micelle behufs Einschiebung neuer Theile bei dem Intussusceptionswachsthum verständlich zu machen, und so dürfte es scheinen, als wenn innerhalb der Haut eine innere Theilung des Dermatoplasmas, also eine Theilung der Plasomen, nicht stattfinden könnte.

Die Annahme einer grossen Cohäsion innerhalb der Zellhaut stützt sich aber auf die unrichtige Vorstellung, diese Haut bestehe aus Cellulose, wobei man zunächst an völlig ausgewachsene todte Bastzellen, wie solche in den Gespinnstfasern vorliegen, denkt, die in der That durch eine hohe absolute Festigkeit ausgezeichnet sind. Die wachsende Haut ist aber dehnsam, teigartig, manchmal sogar schleimartig. Die Umbildung der wachsenden, protoplasmaführenden Zellhaut in eine starre Masse vollzieht sich oft sehr rasch, und so erklärt es sich zum anderen Theile, dass man die wachsende in ihren Eigenschaften mit einer ausgewachsenen verwechselt, mit anderen Worten, dass man die wachsende Membran für starr und im hohen Grade cohärent hält.

Ich will durch einige naheliegende Beispiele die factischen Cohäsionsverhältnisse der Zellhaut erläutern.

Die tiefen Eindrücke, welche turgescirende Markstrahlen selbst in sehr dickwandigen Bastzellen hervorrufen,[1] lehren, dass selbst »mechanische Zellen«, also die festesten Elemente des Pflanzenkörpers,

[1] Wiesner, Sitzungsber. der kaiserl. Akademie der Wiss. Bd. 62, II. Abth., (Juli 1870), Taf. I, Fig. 1 A, B.

auch noch knapp vor Beendigung ihres Längen- und Dickenwachsthums eine beträchtliche Plasticität besitzen müssen.

Man verfolge die Entwicklung der Cystolithen, z. B. jener, welche in den Blättern und Stengeln der *Goldfussia anisophylla* sich bilden. Die Anlage einer solchen Vorsprungsbildung wird durch eine kleine, an der Innenseite der Zellhaut entstehende Erhabenheit gebildet. Das Wachsthum dieser Cystolithen geht mit einer solchen Geschwindigkeit vor sich, dass es schwer hält, in den betreffenden Zellen mehr als die erste Anlage und den vollkommen ausgebildeten, den ganzen grossen Zellraum erfüllenden Cystolithen zu sehen. Da das Hervorwachsen eines solchen Cystolithen durch interstitielles Wachsthum erfolgt, und, wie die Beobachtung lehrt, die Mitwirkung einer (cellularen) Apposition hiebei ausgeschlossen ist, so kann derselbe sich nur entwickeln, wenn er zur Zeit seines Wachsthums eine plastische Masse bildet.

An Algenzellen ist von Klebs u. A. mehrfach ein plastischer Charakter während des Wachsthums nachgewiesen worden. Ich erinnere hier an das von Pringsheim entdeckte intercalare Wachsthum der Zellhaut von *Oedogonium*, welches nicht zu verstehen ist, wenn man nicht annimmt, dass der »Cellulosering« eine plastische Masse ist.

Junge, noch im Wachsthum begriffene Stengel sind dehnsam und fast noch von teigartiger Beschaffenheit. Dass aber innere Zelltheilungen nicht stets nur in ganz weichen Organen stattfinden, lehren junge Blätter von *Camellia*. In diesen geht noch lebhaftes Wachsthum vor sich, wenn sie auch schon beträchtlich zu erhärten beginnen.

Die Weichheit der wachsenden Zellmembranen hat mithin verschiedene Grade; niemals aber ist eine solche Haut starr und fest wie eine ausgewachsene Bastzelle, in der Regel vielmehr weich und dehnsam, so dass die Annahme, dass in ihr innere Theilungen auftreten, auf keinerlei Schwierigkeiten stösst.[1]) —

[1]) Die Vorstellung, dass die »Cellulosemembranen« der Pflanzen eine grosse Festigkeit, auch schon im wachsenden Zustande besitzen, hat mehrere Forscher behufs Erklärung des Wachsthums der Zellhaut zu der Annahme geleitet, dass die

Einfluss des Turgors auf das Wachsthum. Es ist schon früher erwähnt worden, dass der Turgor auf das Wachsthum einen grossen Einfluss ausübt. Nach Sachs und de Vries, wie ebenfalls bereits gesagt, besteht der ursächliche Zusammenhang zwischen Turgescenz und Wachsthum darin, dass der Druck des flüssigen Zellinhaltes die Wandtheilchen auseinanderschiebt und dadurch die Bedingung für das Intussusceptionswachsthum der nach der Fläche sich vergrössernden Zellhaut schafft. Nach Schmitz und Strasburger soll aber der Turgor nicht die moleculare Intussusception beim Hautwachsthum, sondern bloss eine passive Dehnung der Zellhaut bewirken, auf welcher das Flächenwachsthum derselben nach ihrer Ansicht beruht.

Die erste Ansicht lässt sich nicht beweisen, wohl aber kann man einen viel naturgemässeren Zusammenhang zwischen Turgor und Wachsthum ausfindig machen, wie ich in diesem Paragraphen zeigen werde. Was die zweite Ansicht anlangt, so ist dieselbe für einzelne Fälle durch unzweifelhafte Beobachtungen bewiesen; allein es lässt sich ebenso sicher nachweisen, dass in vielen Fällen das Oberflächenwachsthum der Zellhaut vom Turgor vollkommen unabhängig ist.

In den nachfolgenden Zeilen sollen die schlagenden Beweise dafür vorgebracht werden, dass ein Zellhautwachsthum auch ohne passive Dehnung der Membran zu Stande kommt und dass der Turgor auch in einer ganz anderen Weise während des Wachsthums sich betheiligt, als bisher angenommen wurde. Da die passiven Dehnungen der Haut gegenüber dem eigentlichen organischen Wachsthum nur als secundäre Processe zu betrachten sind, so will ich dieselben einstweilen übergehen und erst am Schlusse dieses Capitels erörtern.

Dass die Gestaltung der Zelle in erster Linie von der lebenden Substanz und nicht vom Turgor ausgeht, wird Jeder, welcher die ungemeine Constanz in der Ausbildungsweise der Zellen in bestimmten

Membran im Ganzen oder an jenen Stellen, wo ein local verstärktes Wachsthum eintritt, durch das Cytoplasma erweicht werde. Diese Annahme ist thatsächlich nicht gestützt; sie scheint mir aber auch durchaus nicht nothwendig zu sein. Vgl. Noll l. c. p. 130.

Geweben bestimmter Pflanzen beachtet, für in hohem Grade wahrscheinlich halten. Es liegen indess Beobachtungen vor, welche wenigstens für gewisse Fälle die Abhängigkeit der Zellform von den gestaltenden Kräften des Protoplasmas beweisen. Klebs[1]) hat folgende Versuche mit *Zygnema*-Arten angestellt. Cultivirt man diese Alge unter ihren normalen Lebensbedingungen, so entwickeln sich die Zellen des Fadens der Länge nach stärker als nach den Querschnittsdimensionen; die Längsaxe jeder einzelnen Zelle fällt mit der Axe des Algenfadens zusammen. Man nimmt an, dass das Oberflächenwachsthum der Zellmembran auch bei dieser Alge durch den Turgor hervorgerufen wird, und muss deshalb zu der Hilfshypothese greifen, dass die Seitenwände jeder einzelnen Zelle dehnbarer sind als die Querwände. Nun aber bewies Klebs durch einen einfachen Versuch, dass bei der Gestaltung der Zellen dieser Alge das Protoplasma betheiligt sein müsse. Cultivirt man nämlich Zygnemen in einer bestimmt concentrirten Zuckerlösung, welche wohl zur Plasmolyse führt, d. i. zur Abhebung des protoplasmatischen Inhaltes von der Zellhaut, aber das Leben und die Entwicklung dieser Algen nicht aufhebt, so wächst der contrahirte Zellenleib doch nach jener Richtung am stärksten, welche der Längsaxe des Fadens entspricht. Selbst wenn der contrahirte Protoplasmakörper durch die Plasmolyse kugelförmig geworden ist, erfolgt ein polarverstärktes Wachsthum, und die neue Zelle wird bald im Sinne ihrer normalen Gestalt langgestreckt. Dennoch wirkt bei mit Haut umkleideten Zellen von *Zygnema* der Turgor bei der Oberflächenvergrösserung mit. Es kann durch den Turgor in ausgewachsenen Zellen sogar eine Sprengung der ältesten Hautschichten erfolgen.

Diese und analoge Beobachtungen haben Klebs zu folgendem Schlusse geführt: »Bezüglich der Wachsthumsursachen existirte bisher keine dieselbe erklärende Theorie; die von Sachs und de Vries vertheidigte Auffassung über die Bedeutung des Turgors beim Längenwachsthum kann nicht aufrecht erhalten bleiben. Der Turgor ist

[1]) l. c. 525 ff.

überhaupt keine Ursache des Wachsthums, sondern nur für den speciellen Fall der mit fester Zellwand umkleideten Pflanzenzelle eine wichtige Bedingung für dasselbe. Die Wachsthumsursachen liegen in unbekannten Verhältnissen des Protoplasmas. Die blosse Zunahme des endosmotischen Druckes im Zellsafte kann auch nur als eine und nicht als die wesentlichste Ursache angesehen werden.«[1])

Was aber bei *Zygnema* das polarverstärkte Wachsthum des Cytoplasmas bewirkt, lässt sich derzeit noch nicht aussagen. Hingegen ist es nur eine logische Consequenz meiner Grundauffassung über das Wachsthum der lebenden Substanz, wenn ich annehme, dass dort, wo das Protoplasma (Cytoplasma beziehungsweise Dermatoplasma) verstärkt wächst, eine relativ starke Theilung der Plasomen sich eingestellt habe.

Krabbe[2]) beweist durch die Combination einiger wohlbegründeter Thatsachen, dass in den Zellen mancher Pflanzen Oberflächen-Vergrösserungen der Haut stattfinden, welche durch die dehnende Kraft des Turgors nicht zu erklären sind. Da nämlich Oleander-Bastzellen noch in späten Entwicklungsstadien innere Erweiterungen und in Verbindung damit eine beträchtliche Oberflächenvergrösserung erfahren, so müssten mit Rücksicht auf die Zugfestigkeit derartiger Bastzellen Drucke von 3000—5000 Atmosphären angenommen werden, um die thatsächlich vorkommenden Oberflächenvergrösserungen durch Dehnung zu erklären. Da nun die in stark turgescirenden Pflanzenzellen auftretenden Drucke gewöhnlich nur wenige Atmosphären betragen und über 10 Atmosphären gelegene Drucke in Pflanzengeweben trotz sehr eingehender diesbezüglicher Untersuchungen noch nicht beobachtet wurden, so liegt wohl auf der Hand, dass das Wachsthum der genannten Häute durch den Turgor nicht zu erklären ist. Krabbe nimmt an, dass die Wände der genannten Zellen einem activen Wachsthum unterliegen.

---

[1]) Klebs, l. c. p. 564; s. auch p. 532.

[2]) l. c. 411 ff.

Dass der Turgor nicht der beim Wachsthum massgebende Factor sein könne, geht auch aus den von Askenasy[1]) unternommenen Untersuchungen hervor, denen zufolge die verschiedene Höhe der Wachsthumstemperatur keine Aenderung in der Grösse der Turgordehnung der Zellen hervorruft, obgleich bekanntlich die Temperatur auf die Wachsthumsgrösse einen bedeutenden Einfluss ausübt, indem mit steigender Temperatur die Intensität des Wachsthums steigt und nach Erreichung eines maximalen Werthes bis auf Null sinkt. —

Ich möchte nunmehr die Aufmerksamkeit auf einen Punkt lenken, der bisher nicht beachtet wurde, und der uns wohl bestimmen muss, dem Turgor noch eine ganz andere Bedeutung zuzusprechen, als blosse passive Dehnungen herbeizuführen.

Die Turgescenz einer freien Zelle, z. B. einer Hefezelle, muss im Verhältnisse zur Dehnbarkeit und Elasticität der Zellhaut zu einer Oberflächenvergrösserung der letzteren und somit zum Wachsthum der ganzen Zelle führen. In einem Complex turgescirender, mit dehnsamer Haut versehener Zellen wird ceteris paribus die Ausdehnung der Einzelnzelle begreiflicherweise eine geringere sein müssen. Der Einfachheit halber sei angenommen, dass in einem solchen Complexe alle Zellen gleich gross, kugelförmig und auf das Minimum des Raumes zusammengedrängt seien. Es ist dann je eine Zelle genau von zwölf Zellen der gleichen Grösse umgeben. Steigert sich der Druck in allen Zellen gleichmässig, so wird eine gegen die andere drücken, was sich zunächst darin zeigen wird, dass eine Zelle die andere abzuplatten bestrebt sein wird. Bei einem bestimmten gegenseitigen Drucke kann schliesslich jede dieser Zellen in ein Rhombendodekaëder verwandelt werden. Aber selbst wenn dieser extreme Fall nicht eintritt, wird innerhalb der Wand einer jeden solchen Zelle ein Druck sich einstellen, welcher in diesem Maasse bei der Einzelnzelle nicht eintreten kann. Es wird also, wenn turgescirende Zellen im Verbande sind, die Dehnung der Zellhäute durch den gegenseitigen

[1]) Askenasy, Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Berichte der Deutschen botan. Gesellsch. Bd. VIII (1890) p. 61 ff.

Druck vermindert, der Druck innerhalb der Zellhäute aber vermehrt.

Ehe ich auf die Frage eingehe, welche Wirkung der Druck (die Pressung) in der wachsenden Zellhaut ausüben mag, will ich hervorheben, dass der Widerstand, welchem die durch den Turgor gedehnte Zellhaut in den Nachbarzellen begegnet, vielfach massgebend sein muss für die Gestalt, welche die Zelle annimmt. Die Verhältnisse liegen wohl nur selten so einfach, wie in dem angeführten Beispiele Regel ist wohl, dass der Druck, welchen die Zellen aufeinander ausüben, kein vollkommen gleicher ist; auch kommt es oft vor, dass auf einzelnen Zellenpartien gar kein Gegendruck lastet. So findet eine Oberhautzelle seitlich einen Gegendruck in den benachbarten Oberhautzellen, sie begegnet einem radialen Gegendruck in den unter ihr gelegenen Parenchymzellen, während von aussen her auf ihr kein osmotischer Gegendruck lastet.

In Epithelien, in deren Zellen die äussere Wandverdickung nur eine schwache ist, wird die ungleiche Vertheilung des auf jede Epithelialzelle wirkenden Gegendruckes zur Geltung kommen können. Thatsächlich finden wir die Wand der Epithelialzellen häufig deutlich oder stark nach aussen gewölbt, und es scheint auf den ersten Blick berechtigt, diese Vorwölbung auf Kosten des Turgors zu stellen. Allein es ist geboten, die Gestalt der Epithelialzelle, bei welcher ja zahlreiche Factoren betheiligt sind, unter dem Gesichtspunkte des Gesetzes von der mechanischen Coïncidenz im Organismus zu betrachten, und aus der Einfachheit und Einheitlichkeit der Erscheinung nicht sofort auf eine wirkende Ursache zu schliessen. Ausser dem Drucke auf die äussere, freie Haut der Epithelialzelle kommen zweifellos noch andere Factoren in Action: die specifischen Eigenthümlichkeiten des Dermatoplasmas, die Einwirkung des Cytoplasmas und vielleicht auch die des Kerns auf die Haut (s. oben p. 156), die Spannungsverhältnisse der Haut etc. Würde bloss der Druck des flüssigen Zellinhaltes die Ursache der Vorwölbung der äusseren Epithelialwand sein, so wäre nicht zu begreifen, warum die Zellen selbst eines und desselben Epithels oft (z. B. an den Blüthenblättern von *Viola tricolor*) in Folge

der verschiedenen Ausbildung dieser äusseren Wand alle Uebergänge von der Papille bis zur langgestreckt kegelförmigen Gestalt aufweisen.

Wenn wir bei der Epidermiszelle die Wirkung des Turgors an dem freien Zellhautstücke in der Regel nicht sehen, so liegt der Grund hiefür in der starken äusseren Wandverdickung, die bekanntlich schon durch die Anlage gegeben ist; denn schon im Meristemzustande ist die Epidermiszelle nach aussen relativ stark verdickt. Tritt an Oberhautzellen keine starke äussere Wandverdickung auf, so wölben sich die Aussenwände auch gewöhnlich vor, sie werden, wie Epithelialzellen, papillös. Dass Dermatogenzellen, anscheinend völlig gleicher Qualität, theils zu gewöhnlichen Oberhautzellen, theils zu oft enorm in die Länge gestreckten Haaren werden, zeigt neuerdings, dass der Turgor das beim Flächenwachsthum der Zellhaut ausschlaggebende Moment nicht sein könne.

Der von Zellen ausgeübte Gegendruck, welcher auf mitten in wachsthumsfähigen Geweben gelegenen Zellen lastet, wird die Form der letzteren zweifellos in einem gewissen Grade beeinflussen. Unterhalb der Vegetationsspitze gelegene, noch im Wachsthum begriffene Zellen finden in den sie in der Querschnittrichtung umschliessenden Dauerzellen einen grösseren Widerstand als gegen die plasmatischen Gewebe der Vegetationsspitze zu. Der Druck des flüssigen Zellinhaltes wird auf die Haut solcher wachsender Zellen ein allseits gleich grosser sein; als dehnende Kraft wird sich dieser Druck aber nach oben mehr Geltung verschaffen können als nach der Seite, und dieser Umstand wird die Längsstreckung solcher Zellen, die aber zweifellos noch in ganz anderen Umständen ihren Grund hat, begünstigen.

Ich will auf andere Beispiele nicht eingehen. Es ist aus den vorgeführten wohl schon zu ersehen, dass in Zellen, welche einem verschiedenen Gegendrucke ausgesetzt sind, die Haut häufig die grösste Oberflächenausdehnung an jener Seite erfährt, wo der Gegendruck am geringsten ist. —

Setze ich den Fall, dass dem Turgor einer Zelle die Nachbarzelle den völlig gleichen Druck entgegensetzt, so kann die Wand dieser Zelle nicht passiv gedehnt werden, und wenn ihre Haut dennoch wächst, so muss der Grund in anderen Verhältnissen gesucht werden. In einer so gedachten Zelle kommt der Saftdruck in der Zellhaut nur als Pressung zur Geltung, und diese wird selbstverständlich an allen Stellen eine gleich grosse sein. Setze ich hingegen den Fall, dass der Widerstand, den die turgescirende Zelle findet, an verschiedenen Seiten ein verschiedener ist, dann wird in der Haut eine verschiedene Spannung herrschen und es wird dieselbe dort am grössten sein, wo der entgegenwirkende Druck am geringsten ist.

Mit Rücksicht auf die sichtlich hohe Bedeutung des Turgors für das Wachsthum und auf den Umstand, dass durch den fast immer herrschenden Gegendruck jene Wirkung vermindert oder annullirt wird, welche man dem Turgor beim Wachsthum bisher zugeschrieben hat, darf wohl angenommen werden, dass die durch den Saftdruck in der Haut hervorgerufenen Pressungen und Spannungsänderungen nicht ohne Einfluss auf die während des Wachsthums der Haut und der Zelle überhaupt stattfindenden Bildungsprocesse sein werden.

Der im flüssigen Zellinhalte herrschende Druck wird seinen Einfluss sowohl auf die Wand als auf alle Gebilde des Zellinhaltes äussern, welche feste Theile enthalten. Unter dem Einflusse dieses Druckes mag die Theilungsfähigkeit der Plasomen des Dermato- und des Cytoplasmas begünstigt werden. Es lässt sich dies allerdings nicht beweisen; allein es kann doch Einiges zu Gunsten dieser Ansicht angeführt werden. Bei sonst gleichen Verhältnissen vermehren unter verstärktem Drucke stehende Meristeme ihr Protoplasma reichlicher und gehen reichlichere Theilungen ein als solche, welche einer Zugkraft ausgesetzt sind. Ich beziehe mich hierbei auf jene Vorkommnisse, welche bei Keimstengeln die Umwandlung der einfachen Nutation in die undulirende bewirken.[1]) In Folge ungleichmässiger Anlage der Keimstengel — Vorder- und Hinterseite sind ungleich

[1]) Wiesner, Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss. Bd. 88, I. Abth. (Juli 1883).

lang — wird bei fortschreitendem Wachsthum zunächst der anfangs gerade Stengel einfach gekrümmt, die längere Seite des Keimstengels wird convex, die kürzere concav. Die Zellen der concaven Seite sind zusammengepresst, die Zellen der convexen Seite hingegen durch passive Dehnung gespannt. Die ersteren erscheinen relativ reicher an protoplasmatischer Substanz als die letzteren. Im concaven Theile finden reichlichere Theilungen der Zellen statt als im convexen, und dadurch wird von einem bestimmten Zeitpunkte an die Krümmung in die entgegengesetzte umgewandelt; in Folge andauernden Wachsthums an der Vegetationsspitze verwandelt sich die einfache Nutation in die undulirende. Da nun die Theilung der Zellen auf der Theilung ihrer Plasomen beruht, so muss der vermehrte Druck an der Concavseite der Keimstengel nicht nur eine vermehrte Zelltheilung, sondern auch eine vermehrte Plasomtheilung hervorgerufen haben.

Gegen meine Auffassung, dass der vermehrte Druck eine Vermehrung der Plasomen bedinge, wird man einwenden, dass das Wachsthum vieler Zellen aufhört, wenn noch eine grosse Turgescenz des betreffenden Gewebes nachweislich ist. Aber ich sage ja nur, dass der Turgor die Theilung der Plasomen begünstige, ich behaupte nicht, dass er die alleinige Ursache dieser Theilungen sei. Wenn beispielsweise kein Bildungsmateriale den Plasomen zugeführt wird so können sie nicht assimiliren, also nicht wachsen und mithin sich nicht mehr theilen, wenn auch die sonstigen Bedingungen der Theilung die günstigsten wären.

Auch die in der Wand sich einstellende Drucksteigerung (Pressung) mag die Theilung der Plasomen des Dermatoplasmas begünstigen.

Was die in der Wand herrschenden Spannungen anlangt, so setzen sich dieselben aus zwei Momenten zusammen: aus der Dehnung, welche die Membran in tangentialer Richtung erfährt, und aus der Pressung, welche in der Richtung des Radius stattfindet. Durch die Dehnung werden die Plasomen auseinandergedrängt und die Ober-

fläche der Zellhaut passiv vergrössert, durch den radialen Druck hingegen wird die Theilungsfähigkeit der Plasomen gesteigert. Wenn die gemachten Voraussetzungen richtig sind, so müsste das Oberflächenwachsthum der Haut dort am grössten sein, wo ihre Spannung am grössten ist, indem daselbst nicht nur die Bedingungen für die Vermehrung der Plasomen durch Theilung, sondern auch deren zum Oberflächenwachsthum führende Translocation gegeben sind. Der Turgor der wachsenden Zellen wirkt also nach dieser meiner Auffassung nicht blos als mechanischer Druck dehnend auf die Haut, sondern er bethätigt sich auch als ein Reiz auf jene Gebilde, auf deren Wachsthum und Theilung das Wachsthum der Haut und damit auch das der Zelle beruht, auf die Plasomen, indem er deren Theilung begünstigt.

In jenen Zellen, in welchen der Zellinhaltsdruck durch den Gegendruck seitens der benachbarten Zellen soweit compensirt wird, dass die Spannung (Zugspannung) aufgehoben oder auf ein Minimum reducirt ist, wird die Theilung der Plasomen auch begünstigt sein, allein deren Translocation in tangentialer Richtung unterbleibt oder wird auf ein geringes Maass zurückgeführt. In solchen Zellen wird das Dickenwachsthum der Haut eine Begünstigung erfahren. Ich muss aber auch an dieser Stelle wieder betonen, dass das Dickenwachsthum durch die gegebenen Druckverhältnisse nicht hervorgerufen, sondern nur mitbegünstigt wird, indem zweifellos auch andere Factoren bei der Dickenentwicklung thätig eingreifen müssen.

Indem man auch in Rücksicht auf die während des Wachsthums thätige Turgorwirkung diesen Process unter dem Gesichtspunkte des Gesetzes von der mechanischen Coïncidenz im Organismus betrachtet, wird es verständlich, wenn wir sehen, dass der Turgor in verschiedener Weise beim Wachsthum eingreift, dass aber seine Mitwirkung während des Wachsthums in besonderen Fällen auch ganz ausgeschlossen sein kann. Derartige Fälle sind von anderen Beobachtern schon mehrfach constatirt worden. So fand beispielsweise

Klebs[1]), dass *Zygnema* in Zuckerlösungen wächst, welche schon plasmolysirend auf die Zellen dieser Alge einwirken. Hier findet also ein Wachsthum ohne Mitwirkung des Turgors statt. Für das Wachsthum der unter normalen Verhältnissen vegetirenden Alge scheint indess der Turgor erforderlich zu sein; aber eine elastische Spannung lässt sich in den Zellen solcher Zygnemen nicht nachweisen, da sich die Zellwand bei der Plasmolyse nicht zusammenzieht.[2]) Auch die Zellen von *Spirogyra* und *Mesocarpus* wachsen noch in plasmolysirtem Zustande. Anders verhält sich *Oedogonium*. Die in Zuckerlösung cultivirten Zellen dieser Alge wachsen nicht; wohl aber umkleidet sich das zusammengezogene Protoplasma mit einer Zellhaut. Die Zellen mancher Pflanzen bilden nach erfolgter Plasmolyse keine neuen Zellhäute mehr aus, und die nackten Protoplasmakörper wachsen in diesem Zustande auch nicht. So z. B., nach den gleichfalls von Klebs angestellten Beobachtungen, die Desmidiaceen, die Zellen der Farnprothallien, die Zellen aus dem Fruchtfleische von *Symphoricarpus* u. a. m.

Das Wachsthum der Zellhaut hängt also entweder vom Turgor ab oder nicht. —

Auch die Betheiligung der lebenden Substanz erfolgt beim Wachsthum der Zellhaut zweifellos in viel mannigfaltigerer Weise, als bis jetzt angenommen wurde. Nach der herrschenden Lehre verhält sich die Zellhaut während des Wachsthums passiv und ihr Aufbau geht ganz und gar vom Cytoplasma aus.[3]) Welche rohe Vorstellung man sich in Betreff dieses Hervorgehens der Haut aus dem Protoplasma gemacht hat, ist schon früher gesagt worden. Nun wissen wir aber, dass in der Haut ein actives Wachsthum[4]) stattfindet, dass also in

---

[1]) l. c. p. 534.

[2]) l. c. pag. 531.

[3]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, p. 47.

[4]) Ich habe zuerst mit der herrschenden Lehre gebrochen, derzufolge die Zellhautbildung ganz und gar unter dem Einflusse des Cytoplasmas stehe. Nunmehr dringt allmälig die Ansicht durch, dass man nach der alten Lehre die Wachsthumserscheinungen der Zellhaut nicht erklären könne, und es wird auch schon von anderer Seite ein actives Wachsthum der Membran zugegeben. Die Meinungen

ihr lebende Substanz enthalten ist, auf deren Wachsthum ihre Entwicklung beruht. Wir sehen die wachsenden Zellhäute in der Regel von innen her mit Protoplasma überdeckt, was wohl darauf hindeutet, dass in solchen Fällen das Dermatoplasma nur im Contacte mit dem Cytoplasma beim Wachsthum sich betheilige.[1])

Die zum Wachsthum des Dermatoplasmas erforderliche Substanzmenge mag in den genannten Fällen vom Cytoplasma herrühren. Die Nothwendigkeit des Protoplasmas für die Hautbildung geht aus der Behäutung der Primordialzellen, aus der innerhalb behäuteter Zellen stattfindenden Hautbildung und aus dem unter Vermittlung des Cytoplasmas stattfindenden Dickenwachsthum der Zellhaut hervor. Haberlandt[2]) hat einige interessante Thatsachen festgestellt, welche auch eine Betheiligung des Kerns beim Wachsthum annehmen lassen. Es wurde nämlich beobachtet, dass der Zellkern häufig gerade an jenen Stellen der Haut sich befindet, an welchen sich ein verstärktes Wachsthum bemerkbar macht, so z. B. an den nach aussen gekehrten Wänden der Oberhautzellen, an jenen Stellen der Zellhaut, an denen Cystolithen gebildet werden, etc. Doch ist der Zellkern gewiss nicht immer bei der Hautbildung betheiligt. Es sei zunächst an jene Zellen erinnert, die keinen Kern haben, aber doch eine Haut ausbilden. Aber selbst in unter normalen Verhältnissen kernführenden Zellen

---

über das Wesen dieses activen Hautwachsthums lauten aber noch sehr verschieden. Während ich dasselbe auf die Thätigkeit von in der Membran vorhandener lebender Substanz (Dermatoplasma) zurückführe, wird von anderer Seite, ich möchte sagen unter dem nachwirkenden Einflusse der alten Lehre, dieser Begriff wieder sehr eingeschränkt. Wie Cramer das active Wachsthum deutet, ist schon oben (p. 156 ff.) gesagt worden. Krabbe begreift unter activem Wachsthum nur jene Volumsvergrösserungen lebender Theile, zu deren Realisirung keine Steigerung des Turgors und überhaupt keine passive Dehnung der Haut erforderlich ist. (Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin 1886. p. 73 ff.)

[1]) Bei Diatomaceen ist die Haut auch von aussen mit Protoplasma in Berührung (Max Schulze, Archiv für mikrosk. Anatomie I, 1865, p. 376), desgleichen bei Oscillarien (Th. W. Engelmann, Bot. Zeitung 1879, p. 49 ff.). Das Dermatoplasma ist hier offenbar sowohl mit dem Cytoplasma als mit der peripheren Plasmahülle in organischem Verbande.

[2]) G. Haberlandt, Ueber die Beziehung zwischen Function und Lage des Zellkerns. Jena 1887.

kann die Hautbildung vor sich gehen, wenn der Kern sich in der Zelle nicht mehr vorfindet. So hat Palla[1]) gezeigt, dass Pollenschläuche, welche in Folge Platzens der Haut ihre beiden Kerne bereits ausgestossen haben, dennoch Membranen zu bilden im Stande sind.

So wird also das Wachsthum der Zellhaut durch die Wechselwirkung von Dermatoplasma, Cytoplasma und Kern bewirkt. Es kann eine Vereinfachung dieses Vorganges eintreten, indem auch ohne Intervention des Kerns die Haut sich weiter entwickelt. Es kann aber auch in besonderen Fällen die Wirksamkeit des Cytoplasmas bei der Hautbildung ausgeschlossen sein, so dass das Dermatoplasma das ganze Hautwachsthum beherrscht. Ich erinnere hier an die wichtige Entdeckung Cramer's, derzufolge Hautstücke mancher Algenzellen auch wachsen können, ohne mit Protoplasma in Berührung zu sein (s. oben p. 157), ferner an die bekannte Beobachtung Th. Hartig's über das Flächenwachsthum der Gefässe von *Aristolochia Sipho*, welches noch anwährt, wenn die Gefässwände auch nicht mehr mit Protoplasma belegt sind.

Auch die lumenlosen Zellen weisen darauf hin, dass wenigstens von einer bestimmten Zeit an die Zellhaut ohne Mitwirkung des Cytoplasmas wächst, also bloss auf die lebende Substanz des Dermatoplasmas angewiesen ist. Ich habe zuerst auf dieses merkwürdige, an den Bastzellen mancher Pflanzen constant vorkommende morphologische Verhältniss aufmerksam gemacht. Es gibt, wie ich gezeigt habe, zahlreiche Pflanzen, deren Bastzellen eine ungleichmässige Wandverdickung aufweisen. Als bekanntestes Beispiel nenne ich die Jutefaser (Bastzelle von *Corchorus capsularis*). Die ungleichmässige Wandverdickung ist hier so auffallend, dass man dieselbe mit Vortheil zur Unterscheidung dieser Faser von anderen Spinnfasern verwenden kann, und sie gibt sich am deutlichsten durch den Nichtparallelismus des äusseren und inneren Contours der im Längsbilde gesehenen Zelle zu erkennen. Bei vielen solchen Bastzellen kommt es vor, dass das Lumen der Zelle ganz verschwindet oder an einzelnen Stellen. Im ersteren Falle enthält die Zelle schliesslich kein Protoplasma mehr,

---

[1]) Flora 1890, p. 314.

im letzteren ist es in $n+1$ Theile gesondert, wenn n Verschmelzungen stattgefunden haben. Ich habe diese merkwürdigen Verhältnisse bei den Bastzellen von *Urena*, *Sponia* und anderen Gattungen beobachtet.[1]) Später hat Krabbe[2]) bei *Sparmannia africana* solche Zellhautverschmelzungen nachgewiesen. Da die ungleiche Wandverdickung sich erst einstellt, nachdem die Zelle ihre normale Länge erreicht hat und eine Zeit hindurch gleichmässig ihre Haut verdickte, und nunmehr trotz bedeutender Abnahme des Cytoplasmas ein starkes, ungleichmässiges Dickenwachsthum beginnt, worauf schliesslich unter Schwund des Cytoplasma eine Wandverschmelzung eintritt; so kann an einem selbstthätigen Wachsthum der Zellhaut und auch daran nicht gezweifelt werden, dass die schliessliche Verschmelzung der Hauttheile zu einem völlig soliden Körper ohne Mitwirkung des Cytoplasmas erfolgt. —

Insoweit als das Wachsthum auf Volumsvergrösserung beruht, können auch passive Dehnungen und in gewissem Sinne auch Zusammendrückungen diesen Process beeinflussen.

Durch das starke Wachsthum des parenchymatischen Grundgewebes wird, wie bekannt, die Haut der Organe oft so sehr (passiv) gedehnt, dass sie, von dem angrenzenden Parenchym losgelöst, sich zusammenzieht.

Andererseits können Gewebedruck oder andere, wachsenden Zellen sich entgegenstellende Widerstände dahin führen, das Wachsthum mancher Gewebe zu stören. Als förderlicher Wachsthumsreiz wirkt der Druck nur bis zu einer bestimmten Grenze; über diese hinaus kann er sogar eine Wachsthumsverringerung hervorbringen, oder das Wachsthum aufheben, oder endlich ausgewachsene Gewebe durch Zusammenpressung auf ein geringeres Maass reduciren. Locale Unterdrückungen einzelner Zellen oder Zellentheile durch starken Druck,

---

[1]) Wiesner, Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. d. Wiss. Bd. 62, II. Abth. (Juli 1870).

[2]) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18 (1887), p. 383.

sind häufig zu beobachten, und ich will hier nur auf die bekannte Erscheinung hinweisen, dass einzelne Bastzellen oder andere Elemente entweder in Folge Turgescirung der benachbarten Zellen oder in Folge anderer Widerstände verkümmern. Ich erinnere ferner an die so häufig, besonders im Marke, auftretenden Zusammenpressungen der Zellen, an das Collabiren von Siebröhren etc.

Damit sind die beiden typischen Fälle der Volumsveränderungen der Zellen und Gewebe in Folge blosser passiver Druck- und Zugwirkungen durch einige naheliegende Beispiele belegt.

Aber auch wachsende Zellenbestandtheile sind häufig passiver Dehnung und passiver Zusammendrückung ausgesetzt. Auf die passiven Dehnungen der wachsenden Zellhaut hat meines Wissens zuerst Meyen[1]) aufmerksam gemacht, indem er darauf hinwies, dass die Wände junger Charenschläuche relativ stark verdickt sind, desgleichen die Spitzen der Endzellen junger *Chara*-Aeste, und dass bei späterem Zellenwachsthum in Folge einer Dehnung die Zellwände, beziehungsweise Zellwandpartien viel dünner werden. In neuerer Zeit sind zahlreiche Beobachtungen über durch den Turgor vollzogene Zellhautdehnungen angestellt worden, besonders von Schmitz, Strasburger, Berthold und Noll. Es ist schon gesagt worden, dass Diejenigen, welche aus diesen Dehnungen das Flächenwachsthum der Zellhaut unter Zugrundelegung eines ausschliesslichen Appositionswachsthums ableiten wollten, zu weit gegangen sind. Passive Dehnungen der Zellhaut können sich noch einstellen, wenn dieselbe schon aufgehört hat, ein lebendes Gebilde zu sein. Das in neuerer Zeit von Berthold, Noll und Anderen an Algen beobachtete Abstossen alter Membranen durch jüngere, sichtlich nachwachsende Schichten gehört in die Kategorie dieser passiven Dehnungen.

Dass durch Gewebedruck auch eine Verminderung des Wachsthums von Zellenbestandtheilen herbeigeführt werden kann, lehren die Zellwände der Bastzellen vieler Pflanzen, welche durch den von

---

[1]) Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie. Bd. II (1838), p. 336.

benachbarten Bastmarkstrahlen-Zellen ausgehenden osmotischen Druck stellenweise in ihrer Volumsvermehrung gehindert werden (s. oben p. 238).

Ich habe in den vorhergehenden Auseinandersetzungen versucht, den Process des specifisch organischen Wachsthums, das Evolutionswachsthum, zu analysiren. Als Resultat ergab sich vor Allem, dass dasselbe ein complicirter Vorgang ist, welcher sich desto verwickelter und verschiedenartiger gestaltet, je höher, also je complicirter organisirt die betreffenden wachsenden Gebilde sind. In den letzten organischen Elementen, in den Plasomen, ist die grösste Einfachheit des Evolutionswachsthums anzunehmen, denn dieselben wachsen durch blosse Ergänzung ihrer Organisation. Alle höheren Einheiten des Organismus wachsen aber durch innere Theilung und durch das Wachsthum ihrer Plasomen, beziehungsweise ihrer Zellen oder deren sichtbaren Theilkörper (Kern, Chromatophoren etc.), wodurch sich eine desto grössere Verschiedenartigkeit in der Combination der thätigen Factoren ergibt, je höher die Organisation des betreffenden wachsenden Gebildes gediehen ist.

Das Resultat der von mir vorgenommenen Analyse des Evolutionswachsthums lässt sich in Kürze folgendermassen zusammenfassen:

1. Die Nahrungsaufnahme ist noch nicht als Beginn des organischen Wachsthums anzusehen, wohl aber hebt dasselbe häufig schon mit der Assimilation an. Wie wir gesehen haben, fällt immer dann, wenn die in die Organisation eintretenden Körper in fester, unlöslicher Form abgeschieden werden, die Assimilation mit der Organisation zusammen.[1]) Die Assimilation kann aber auch dem Wachsthum vorausgehen, wenn nämlich die Assimilationsproducte in löslicher Form auftreten und erst später, sei es durch Entfernung des Lösungsmittels, sei es durch Veränderung der molecularen Eigenschaften, in die feste Form übergehen.

[1]) Die herrschende Lehre lässt die Assimilation stets dem Wachsthum vorangehen, steht also genau noch auf dem Lamarck'schen Standpunkt. Vgl. den oben (p. 195) citirten Lamarck'schen Satz.

2. Die assimilirte Substanz wird behufs Organisation molecular aggregirt, und zwar, wie beim Wachsthum eines unorganischen Körpers, theils durch moleculare Apposition, theils durch moleculare Intussusception.

3. Die Aggregation der in die Organisation eintretenden assimilirten Substanz erfolgt innerhalb des wachsenden Plasoms in einer für den Organismus specifischen Form, stets aber durch Fortsetzung der schon vorhandenen Organisation. Während in dem wachsenden Krystall die anziehenden Kräfte liegen, welche die sehr einfache Anordnung der sich angliedernden Theilchen begründen, gehen die Anziehungskräfte, welche die Fortsetzung des Wachsthums eines Plasoms begründen, stets schon von einem complicirt gebauten organischen Gebilde, von einem Plasom, aus.

4. Das wachsende Plasom theilt sich in einem bestimmten Entwicklungsmomente, wodurch eine neue Bedingung für die Fortsetzung des Wachsthums gegeben ist.

5. Das Wachsthum aller Zellentheile, also des ganzen Organismus, beruht auf der Theilung und dem Wachsthum der Plasomen.

6. Durch innere Theilung der Zellen werden neue Bedingungen für das Wachsthum der Gewebe und Organe geschaffen.

7. Wachsende Theile können durch sichtliche Auflagerungen (cellulare Apposition z. Th.) an Volum gewinnen.

8. Wachsende Theile können mit anderen wachsenden Theilen behufs weiteren Wachsthums in organische Verbindung treten (durch Verwachsung).

9. Durch die zellbildende Thätigkeit bestimmter Meristeme können Gewebe und Organe in der Weise weiter wachsen, dass die neu entstandenen Zellen den schon gebildeten aufgelagert werden (cellulare Apposition z. Th.).

10. Durch die zellbildende Thätigkeit bestimmter Meristeme können Gewebe und Organe in der Weise wachsen, dass die neu entstandenen Zellen zwischen die schon vorhandenen eingeschoben erscheinen (cellulare Intussusception).

11. Der Turgor wirkt beim Wachsthum gewiss nicht bloss passiv dehnend auf Zellen und Gewebe ein. Es ist aus bestimmten Gründen anzunehmen, dass er auch als ein Wachsthumsreiz sich bethätigt.

12. Die specifiisch organischen Processe des Evolutionswachsthums können auch durch blosse passive Dehnungen unterstützt werden, welche vom Turgor ausgehen. Es können aber ebenso die specifisch organischen Processe durch Pressungen während des Wachsthums eine Einschränkung erfahren. —

Während des Wachsthums bedient sich also der Organismus der verschiedensten Mittel, um seine Substanz zu vermehren, sein Volum zu vergrössern und dabei aus sich selbst heraus sich zu entwickeln.

Fünftes Capitel.

Schlussbetrachtungen.

In den vorangegangenen Capiteln ist vor allem der Versuch gemacht worden, das letzte, einfachste Elementarorgan der Pflanzen und der lebenden Wesen überhaupt aufzufinden.

Als dieses letzte, also wahre Elementarorgan wurde das Plasom hingestellt, der letzte Theilkörper der Pflanze und des lebenden Organismus überhaupt.

Die Existenz des Plasoms wurde nicht thatsächlich bewiesen und erscheint überhaupt direct nicht beweisbar; es ist aber sein Bestand aus den Thatsachen in analoger Weise erschlossen worden, wie das Atom und das Molecül. Wie dieses die kleinste Substanzmenge repräsentirt, welche im freien Zustande bestehen kann, und jenes das kleinste materielle Theilchen vorstellt, welches in chemisch gebundenem Zustande existirt, so bezeichnet das Plasom den kleinsten, also letzten Theilungskörper des Organismus.

Es ist gezeigt worden, dass dieser letzte Theilkörper auch wächst und assimilirt, so dass das Plasom die Grundeigenthümlichkeiten der lebenden Substanz besitzt: es assimilirt, es wächst, es theilt sich.

Ausser den genannten Grundeigenschaften der Organismen besitzen dieselben noch als charakteristische Attribute das Empfindungsvermögen und die Vererbungsfähigkeit, und es entsteht mithin die Frage, ob man die Plasomen auch als die letzten Empfindungskörper und als die letzten Vererbungsorgane der Pflanzen und Thiere betrachten dürfe.

Auf die erstere Frage wage ich gar nicht einzugehen; was hingegen die Frage anlangt, ob die Plasomen als die letzten Vererbungskörper der Organismen betrachtet werden können, so werde ich in einem späteren Theile dieses Capitels zeigen, dass die Bejahung derselben zu einer sehr einfachen und, wie ich glaube, annehmbaren Vorstellung des Vererbungsvorganges leitet.

Sieht man von dem Empfindungs- und Vererbungsvermögen der lebenden Wesen ab und fasst man nur die mechanisch anschaulichsten: Theilung, Assimilation und Wachsthum ins Auge, so kann man die Frage aufwerfen, ob nicht mit grösserem Rechte die letzten Wachsthumselemente oder die letzten Assimilationskörper als die wahren Elementarorgane der lebenden Wesen zu bezeichnen wären. Aber ein letztes Wachsthumselement wäre ein ebenso dunkler Begriff, wie ein letzter Assimilationskörper, denn man kann sich weder über den einen noch über den anderen eine irgendwie berechtigte anschauliche Vorstellung bilden. Das Wachsthum setzt die Assimilation unbedingt voraus, hingegen kann Assimilation ohne Wachsthum bestehen. Würde man also auch die Hypothese eines letzten Assimilationskörpers als wahres Elementarorgan aufstellen, so kämen demselben nicht allgemein die Eigenschaften des Wachsthums und der Theilung zu.

Gegen unseren Vorgang, den letzten Theilkörper als wahres Elementarorgan zu betrachten, lassen sich derlei Einwendungen nicht erheben. Das Plasom, als letzter Theilkörper des Organismus definirt, ist ein klarer, vorstellbarer, ja anschaulicher Begriff, dessen Realität auch dadurch gestützt wird, dass in ihm mit der Theilungseigenschaft noch die anderen mechanisch fassbaren Attribute des Lebens logisch verknüpft erscheinen.

Aus dieser kurzen Betrachtung ist ersichtlich, dass, selbst wenn man von jener Kette von Beobachtungen, welche zur Aufstellung des Plasoms leiten, absieht und nur durch logische Erwägungen sich führen lässt, der hier aufgestellte Begriff des Elementarorgans, unter allen erdenkbaren, die grösste Berechtigung hat.

Inwieweit meine Grundauffassung des Elementarorgans und der Elementarstructur der Organismen überhaupt richtig ist, muss der Zukunft zu beurtheilen überlassen bleiben. Da diese meine Auffassung von allen herrschenden Lehren abweicht, so darf ich auf rasche und allgemeine Zustimmung umsoweniger hoffen, als auf eine durchaus thatsächliche Begründung meiner Theorie ebenso wenig zu hoffen ist, als auf den thatsächlichen Nachweis der Atome und Molecüle, und auch sonst einer unabweislichen Darlegung ihrer Richtigkeit grosse Hindernisse im Wege stehen.

Der Einklang der Thatsachen mit allen auf eine bestimmte Theorie bezugnehmenden Thatsachen bildet bloss ein Erforderniss ihres Bestandes; ihr Werth kann nur darin liegen, dass sie Dinge, welche empirisch nicht festzustellen sind, uns anschaulich erschliesst, wenn sie Erscheinungen erklärt, welche durch directe Beobachtung nicht verständlich zu machen sind.

All dies gilt für meine Theorie ebenso gut wie für jede andere, und von diesen Umständen hängt ihre Zukunft ab.

Da meine Lehre, so weit ich es zu überblicken vermag, mit keiner Thatsache im Widerspruche steht, so ist sie berechtigt. Ihr Werth liegt aber in folgenden Vortheilen. Vor Allem gewährt sie uns eine einheitliche Auffassung des Baues der Organismen. Mit der Aufstellung der Zelle als letztes Elementarorgan erschien der Elementarbau der Organismen erschöpft. Dringt man über die Zelle hinaus, wie dies ja mit so vielem Erfolge im Laufe der letzten Decennien geschehen, in die Elementarstructur ein, hält man sich dabei nur an die nackten Thatsachen, so verschwindet jede Uebersichtlichkeit und jede einheitliche Auffassung. Durch die Annahme des Plasoms als letztes, wahres Elementarorgan ist aber nicht nur der Organismus auf eine letzte Einheit zurückgeführt, auch die Haut, der Kern und die übrigen lebenden Individualitäten der Zelle erscheinen uns gleich dem Protoplasma unter dem gleichen morphologischen und physiologischen Gesichtspunkte, sie erscheinen als wesentlich gleiche, wenn auch verschieden ausgebildete und verschieden functionirende Theile der Zelle.

Durch die Annahme des Plasoms wird auch das Wachsthum der lebenden Substanz verständlicher als durch die bisherige verworrene Lehre der Intussusception und Apposition; nunmehr erscheint das Wachsthum der lebenden Wesen und aller ihrer lebenden Theile als ein specifischer, auf die Organismen beschränkter Process, grundverschieden von dem Wachsthum der Anorganismen. Das Gemeinschaftliche beider Wachsthumsarten besteht nur darin, dass ein Substanzgewinn stattfindet und dass derselbe in beiden Fällen auf denselben Moleculargesetzen beruht. Dadurch erscheinen beide Reiche einander nicht mehr genähert, als durch die Thatsache, dass sie schliesslich aus demselben Stoff gebaut sind, der bei den Organismen durch die Nahrung zugeführt wird und nach ihrer Zerstörung als Asche und als Product der Verbrennung oder Verwesung zurückbleibt.

Eine endgiltige Lösung hat unter Annahme des Plasoms das Wachsthumsproblem selbstverständlich nicht gefunden; aber falls sich die Berechtigung dieser Annahme befestigt, wäre die nach dieser Richtung zu leistende Arbeit in naturgemässe Bahnen geleitet. —

In diesen Schlussbetrachtungen will ich nach einer kurzen Discussion der Frage, ob der Zellkern oder das Protoplasma als der phylogenetisch ältere Bestandtheil der Zelle anzusehen sei, auf Grund meiner Theorie versuchen, das Gesetz von der Einheit im inneren Bau der Pflanze darzulegen, die Frage der Erblichkeit zu erörtern und einige Gedanken über das Wesen des Plasoms auszusprechen.

Bis in die jüngste Zeit war man nicht zweifelhaft darüber, was von den Bestandtheilen einer Zelle in jedem einzelnen vorkommenden Falle als Kern und was als Protoplasma zu denken sei. Erschien innerhalb der Zellhaut eine homogene oder auch inhomogene, aber nicht in zwei Partien scharf gegliederte lebende Substanz, so bezeichnete man diese als Protoplasma; fand man hingegen innerhalb

der Membran eine Gliederung des lebenden Zellenleibes in eine centrale und eine periphere Partie, so erklärte man die erstere als Kern und die letztere als Protoplasma; liess aber der lebende Zellenleib keine innerliche Differenzirung erkennen, so bezeichnete man unbedenklich das Ganze als ein zur Zelle individualisirtes Protoplasma.

Neuestens wird aber von einer Seite mit Rücksicht auf die grosse Bedeutung des Kerns bei der Vererbung, bei der Entstehung, Ausbildung und überhaupt beim Leben der Zelle versucht, eine andere Auffassung an die Stelle der älteren zu setzen. Es betrachtet nämlich Bütschli[1]) einzellige Gebilde ohne sichtliche innere Differenzirung nicht wie bisher als individualisirte Protoplasmen, sondern als Zellkerne. Er sieht in den homogen erscheinenden einzelligen Zellenleibern der Schizophyten im Wesentlichen Kerne, die nur mit einer mehr oder weniger deutlich erkennbaren Schichte von Protoplasma umkleidet sind.

Für diese Auffassung spricht in erster Linie die starke Tinctionsfähigkeit der niederen Bacteriaceen, welche in dieser Beziehung in der That gegen den Kern nur wenig zurückstehen. Es wird aber auch für diese Organismen eine Structur angegeben, welche mehr für ihre Kern- als für ihre Protoplasmanatur sprechen soll. Doch liegen diese Gebilde so sehr an der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmung, dass eine scharfe morphologische Scheidung gerade an ihnen nicht mit Sicherheit, und besonders dort nicht durchzuführen ist, wo es für die Entscheidung der Frage, ob diese Organismen Kerne oder Protoplasmen sind, am wünschenswerthesten wäre, nämlich bei den kleinsten, niedersten, ungegliederten Formen, so zwar, dass das Argument der Structur nicht so schwer in die Wagschale fällt, wie die jedenfalls auffallende Tinctionsfähigkeit.

Diese Auffassung führte Bütschli zu einer noch weitergehenderen Hypothese. Er betrachtet den Kern als einen für das Zellenleben absolut nothwendigen Bestandtheil. Nach seinem Dafürhalten ist es

---

[1]) Bütschli, Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

unwahrscheinlich, dass eine Zelle ohne Kern bestehen könne. Er meint ferner, dass wohl das Protoplasma, nicht aber der Kern in der phylogenetischen Entwicklung zurücktreten könne, vertritt die der herrschenden entgegengesetzte Ansicht, dass nicht das Protoplasma, sondern der Zellkern der primäre Bestandtheil der Elementarorganismen sei, und meint schliesslich, dass dort, wo beide auftreten, wie im gewöhnlichen Falle, das Protoplasma das phylogenetisch jüngere Glied der Zelle repräsentire.

Diese Ansicht hat viel Ansprechendes, namentlich die bekannte Beobachtung, dass nur kernführende Protoplasmapartien von Coeloblasten lebensfähig sich erweisen, kernlose hingegen selbst dann, wenn sie sich mit einer Zellhaut umkleidet haben, absterben, und zahlreiche, in neuerer Zeit aufgefundene analoge Fälle scheinen durch die Bütschli'sche Auffassung eine naturgemässe Erklärung gefunden zu haben. Dagegen wäre aber wohl zu bemerken, dass die Nichtentwicklungsfähigkeit solcher kernfreier Protoplasmapartien doch nur an solchen Organismen beobachtet wurde, welche im Gange der phylogenetischen Entwicklung kernhaltig geworden sind, die also nur bestandfähig sind, wenn sie Kern und Protoplasma führen. Um zu beweisen, dass der Kern das für das Leben allein Massgebende ist, müsste man ja auch zeigen, dass aus dem Kern eines Coeloblasten die ganze Pflanze sich zu regeneriren im Stande sei. Dieser Versuch ist aber nicht gemacht worden. So lange dieser Beweis nicht erbracht ist, bleibt wohl die alte Lehre aufrecht, dass für das Leben der Zelle das Protoplasma ebenso wichtig ist wie der Kern.

Ich möchte hier in Kürze zeigen, dass wir nicht gezwungen sind, die Bütschli'sche Lehre anzunehmen, da alle einschlägigen Thatsachen sich ganz gut mit der älteren Ansicht in Einklang bringen lassen.

Es gibt Zellen, welche innerhalb einer ausgeprägten Membran einen kernlosen Protoplasmakörper führen, welcher sich im Wesentlichen vom gewöhnlichen Zellenprotoplasma nicht unterscheidet. Eine so gestaltete Zelle ist die Hefe, z. B. die gewöhnliche Bierhefe und die Branntweinhefe (Culturvarietäten von *Saccharomyces cerevisiae*).

Wir sagen, die Hefe ist eine kernlose Zelle. Nach Bütschli müsste man hingegen diesen einzelligen Organismus als einen Kern betrachten, der von einer gewöhnlichen Zellhaut umschlossen ist. Ich werde nun darzulegen versuchen, dass das Protoplasma der Hefe die Eigenschaften des gewöhnlichen Protoplasmas mit denen des Kerns vereinigt. Es befindet sich dasselbe noch auf einer tiefen Entwicklungsstufe gleich anderen niederen Organismen, z. B. den Bacteriaceen, auf welcher eine Differenzirung innerhalb des Protoplasmas noch nicht eingetreten ist. Es sind keine organisirten Inhaltskörper vorhanden man müsste denn, wie dies in neuerer Zeit geschehen, die Vacuolen dazu rechnen; es ist kein Zellkern vorhanden; der Protoplasmakörper der Hefezelle muss also Alles leisten, was in einer hochorganisirten Zelle durch das Protoplasma, den Kern und durch die organisirten Inhaltskörper vollbracht wird. Nicht anders der Protoplasmakörper der als kernlos angesehenen Schizophyten. Thatsächlich beherrschen auch solche nicht differenzirte Protoplasmen den ganzen Lebensprocess der betreffenden Organismen, das individuelle Leben sowohl als die Fortpflanzung.

Ich habe zu meinen Darlegungen die Hefe gewählt aus Gründen, welche alsbald ersichtlich sein werden. Nun wird man aber gerade dieses Beispiel nicht gelten lassen wollen; man wird sagen, die Hefe habe einen Kern. Aber was hat man nicht alles als Kern der Hefe angesprochen, namentlich in neuerer Zeit, wo man, verlockt von der in eclatanten Fällen erwiesenen grossen Bedeutung des Kerns, besonders für die Vermehrung der Zellen, überall nach Kernen fahndet und sie natürlich auch überall findet. Man hat zwischen den vierziger und fünfziger Jahren theils ein Schleimklümpchen im Protoplasma, theils die grosse Vacuole als Kern der Hefe betrachtet. Es hat bekanntlich Brücke diese Irrthümer aufgedeckt.[1] In neuerer Zeit wurden kleine, im Protoplasma der Hefezelle gelegene Körperchen, die man sonst unbedenklich als Mikrosomen angesprochen hätte, als

[1] Brücke, Elementarorganismen, l. c. p. 400. Ueber die späteren, den Zellkern der Hefe betreffenden Angaben ist die Abhandlung von Zacharias in der bot. Zeitung (1887, Nr. 18—24) nachzusehen.

Kerne gedeutet. Das waren kleine Kerne; man hat aber später auch sehr grosse Kerne in der Hefe angegeben. Nach dem, was ich von diesen grossen Kernen gesehen, muss ich dieselben für die plasmatische Hülle der grossen Vacuole halten. Es wurden sogar nucleïnfreie Kerne in der Hefe angegeben. Da die fraglichen Gebilde kein Nucleïn enthalten und keine Kernstructuren besitzen: was berechtigt uns, dieselben als Kerne anzusprechen?

Die Frage, ob die Hefe einen Kern besitzt, ist nach meinem Dafürhalten am gründlichsten von Krasser[1]) beantwortet worden. Er untersuchte Presshefe vor und nach Behandlung mit jenen Mitteln, welche den Zellen das Nucleïn entziehen. Enthält die Hefe thatsächlich einen Kern, so hätte er in ersterem Falle, selbstverständlich nach Anwendung der entsprechenden Fixirungs- und Tinctionsmittel, in Erscheinung treten, in letzterem Falle fehlen müssen.

Es unterliegt keinem Zweifel mehr, dass die Hefe Nucleïn enthält.[2]) Aus dieser Thatsache hat De Bary auf die Anwesenheit eines Kerns in der Hefe geschlossen. Dieser Schluss war aber deshalb nicht sicher, weil Nucleïn auch in Körpern vorkommt, in welche es von Zellkernen aus nicht gelangt sein kann. Wenn man nun Hefe mit Alkohol und hierauf mit Verdauungsflüssigkeit bis zur Erschöpfung der löslichen Substanzen behandelt, so bleibt in den Zellen reichlich ein charakteristisch gekörnter Plasmarest zurück, der, soweit er aus Albuminaten besteht, die durch Peptonisirung nicht in Lösung zu bringenden Antheile derselben enthält, mithin auch das Nucleïn. Weder vor noch nach der Peptonisirung war direct oder nach den entsprechenden Tinctionen in den Hefezellen etwas nachweisbar, was als Kern hätte gedeutet werden können. Da nun der nach der angegebenen Behandlung zurückbleibende Protoplasmarest in verdünnten Mineralsäuren, in Wasser und Alkohol unlöslich ist, sich hingegen in concentrirten Mineralsäuren und verdünnten Alkalien löst, so ist der-

[1]) Oesterr. botan. Zeitschrift (1885), Nr. 11.

[2]) Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch-pathologischen Analyse. 5. Aufl. (1883). Kossel, Zeitschrift für physiologische Chemie. Bd. III (1881), p. 286.

selbe umso sicherer als Nucleïn anzusprechen, als ja dasselbe nicht etwa bloss durch Reactionen in den Hefezellen nachgewiesen, sondern aus Hefe in Substanz dargestellt wurde. Wenn man nun umgekehrt aus der Hefe das Nucleïn durch verdünnte Natronlauge auszieht, so erhält man ein ähnliches Bild der Hefezelle unter Mikroskop, wie nach der Peptonisirung. Da die tinctionsfähigen Partien des Inhaltes der Hefezellen sehr wechselvoll auftreten und vor der Entfernung des Nucleïns nicht reichlicher und sicherer als nach derselben sich zu erkennen geben, so kann man nicht behaupten, dass die Hefezelle einen mit den specifischen Eigenschaften des Kernes versehenen Inhaltskörper führt. Wohl aber kann man mit Krasser sagen, dass der specifische Kernstoff im allgemeinen Protoplasma der Hefezelle vertheilt sei.

Bei vielen Nostoccaceen, Oscillarien und Chroococcaceen erscheinen in ähnlicher Weise Protoplasma, Kern, ja sogar die Chromatophoren noch zu einer gemeinsamen Substanz vereinigt.[1]) In manchen Cyanophyceen ist indess von Zacharias[2]) mit grosser Bestimmtheit in jeder einzelnen Zelle eine Centralsubstanz und eine periphere Protoplasmamasse, welche letztere den ausschliesslichen Träger der charakteristischen Farbstoffe dieser Algen bildet, nachgewiesen worden. Bei einigen der untersuchten Arten (*Oscillaria, Tolypothrix*) kann allerdings, wie Zacharias und Scott übereinstimmend angeben, die Centralsubstanz mit dem Zellkern identificirt werden, da sie ein aus Nucleïn bestehendes Gerüst besitzt. Zacharias ist daher zu dem Resultate gelangt, dass man den Cyanophyceen nicht allgemein einen Kern zusprechen könne, denn die Centralsubstanz mancher Arten ist entweder frei von Nucleïn oder enthält bloss eine Substanz, welche dem »Kernnucleïn« nahekommt. In bestimmten Fällen hatte die Centralsubstanz bezüglich ihres Nucleïngehaltes etwas Schwankendes; das Nucleïn konnte unter bestimmten Culturbedingungen hervorgebracht, unter anderen den Zellen wieder entzogen werden; die

[1]) Schmitz, Chromatophoren, p. 9 ff.

[2]) Bot. Zeitung (1890), Nr. 1—5.

Fäden mancher Arten enthielten in einzelnen Zellen nucleïnhaltige, in anderen nucleïnfreie Centralsubstanz. Auch hatte das Nucleïn in der Centralsubstanz mancher Arten den Charakter deutlicher Gerüste, in anderen die Gestalt unregelmässiger Klumpen.

All' dies deutet darauf hin, dass die Cyanophyceen auf einer Stufe phylogenetischer Entwicklung sich befinden, auf welcher eine Differenzirung der lebenden Substanz in Kern und Plasma noch nicht eingetreten ist oder erst beginnt. Falls man diese Algen als in rückschreitender Bildung begriffene Organismen ansehen wollte, so müsste man sagen, dass sie in einen Zustand gelangt sind, in welchem die specifische Gliederung des Zellenleibes im Schwinden begriffen ist.

Man kann mit einer gewissen Berechtigung den Kern als das phylogenetisch ältere Glied der Zelle betrachten, man kann aber mit demselben Rechte das Protoplasma als den primären Zellenbestandtheil ansehen. Es ist aber, nach meiner Meinung, noch eine dritte Auslegung der Thatsachen erlaubt, dass nämlich Kern und Protoplasma phylogenetisch gleich alt sind. Und diese Ansicht halte ich für die berechtigtste. Wir haben kaum ein Recht, anzunehmen, dass das, was wir heute Kern und Protoplasma nennen, Dinge sind, welche keine phylogenetische Entwicklung genommen haben, mit anderen Worten, Dinge, welche schon den ersten Organismen eigen waren. Diese Lebewesen haben wir uns wohl einfacher gebaut zu denken als die jetzigen einzelligen Pflanzen und Thiere. In ihnen hatte — so dürfen wir wohl annehmen — eine dem Zwecke der Arbeitstheilung dienliche morphologische Differenzirung noch nicht stattgefunden. Als jetzt noch lebende, vielleicht hochentwickelte Repräsentanten dieser einfachen Organismen dürften jene einzelligen Algen und Pilze anzusehen sein, welche einen noch ungegliederten Zellenleib besitzen. Die morphologische Gliederung des Zellenleibes ist erst später eingetreten. Der rudimentäre Zellenleib vereinigte in sich noch — in primitivster Form — die Eigenschaften des Kerns und des Protoplasmas. Aus diesem homogenen, rudimentären Zellenleib — aus diesem Archiplasma — ist erst das hervorgegangen, was wir heute in fast allen Zellen sehen: Protoplasma und Kern.

So gedacht, müssen Kern und Protoplasma gleichzeitig entstanden sein. Denn die Absonderung des einen hatte das Erscheinen des anderen zur Folge. Diese Auffassung lässt sich in den Satz zusammenfassen: Aus dem Archiplasma haben sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erst Kern und Protoplasma differenzirt, welche also in jeder Zelle als gleich alt anzunehmen sind. —

Die Einheit im inneren Bau der Pflanze. Je tiefer wir in das Wesen der Dinge eindringen, desto klarer tritt uns überall die Allgemeinheit und Einheitlichkeit der waltenden Gesetze entgegen, nach welchen die Formen dieser Dinge entstehen und vergehen, nach welchen sie äusserlich und innerlich bewegt werden. Oft weit entfernt von jener Stufe der Erkenntniss, welche uns einen allgemeinen, alle Einzelnheiten der Erscheinung beherrschenden Ueberblick gewährt, scheint man am Ziele angelangt, bis die Entdeckung neuer Thatsachen unseren Standpunkt Lügen straft und uns in neues Dunkel hüllt, das gewöhnlich erst durch lange, anstrengende, vornehmlich dem Thatsächlichen zugewendete Arbeit gelichtet wird.

Die Geschichte der Wissenschaften bietet uns Beispiele hiefür in Hülle und Fülle. Ich will hier nur auf die Entwicklung der Kenntnisse im phytotomischen Gebiete hinweisen, um zu zeigen, wie der längst geahnte Gedanke der Einheit im inneren Baue der Pflanze sich nach und nach entwickelte.

Etwa ein Jahrhundert nach der Entdeckung der Zellen (1665) und Gefässe (1670) der Pflanzen trat C. F. Wolf (1774) mit der Behauptung auf, dass diese Organismen nicht aus hohlen Gliedern bestehen, sondern stets eine homogene Masse bilden, in welcher mit Säften oder mit Luft erfüllte Hohlräume lägen. Die Selbstständigkeit der Zellen wurde bald hierauf mit grösserer Schärfe als früher bewiesen. Viele Detailbeobachtungen häuften sich und führten zu dem bis in die dreissiger Jahre unseres Jahrhunderts giltigen Schema, demzufolge die Pflanze aus dreierlei Elementargebilden zusammengesetzt sei: aus Zellen, Fasern und Gefässen. Da gelang es dem Genie H. v. Mohl's, das Dunkel zu lichten und zu zeigen, dass die

Fasern, abgesehen von der Form, mit den als Zellen beschriebenen Gebilden vollständig, sowohl in Bezug auf Entstehung als Ausbildung, zusammenfallen, und dass auch die Gefässe entwicklungsgeschichtlich auf Zellen zurückzuführen sind, indem sie aus Zellen durch partielle oder vollständige Resorption der Scheidewände entstehen. Diese Aufstellung, zunächst nur auf verhältnissmässig wenige Einzelnbeobachtungen gestützt, wurde durch weitere eingehende Beobachtungen vollends bestätigt. Es wurde die Zelle als Elementarorgan der Pflanze erkannt und auf diese Weise eine Uebereinstimmung in der inneren Structur der Pflanze nachgewiesen, eine Gesetzmässigkeit, welche in verschiedener Weise zum Ausdrucke gelangte. Ich habe dafür den, wie ich glaube, passenden Ausdruck: das Gesetz von der Einheit im inneren Bau der Pflanze gebraucht.[1])

Die Mohl'sche Errungenschaft blieb so lange unangetastet, als das von Schwann und Schleiden aufgestellte Zellenschema zutraf, demzufolge jede Zelle aus Membran, Protoplasma und einem Kern besteht. Mit der Auffindung von kernlosen, vielkernigen und membranlosen Elementarorganen ist der Zellbegriff wieder sehr ins Schwanken gerathen.

Am weitesten ist wohl Sachs gegangen, welcher die Zelle als einen untergeordneten, um nicht zu sagen ganz unwesentlichen Theil der Pflanze betrachtete, als ein von Haut begrenztes Raumtheilchen, welches auch fehlen kann, und dementsprechend unterschied er zwischen cellulären und nichtcellulären Pflanzen. Zu den ersteren gehört die Mehrzahl der Gewächse, alle, welche sich aus Geweben zusammensetzen, deren Elemente von Häuten umkleidete Zellen sind. Ein Plasmodium ist nach seiner Auffassung ein nichtcelluläres Gebilde, eine *Caulerpa*, eine *Vaucheria* oder ein anderer Coeloblast, welcher innerhalb einer gemeinschaftlichen Zellhaut einen vielkernigen Protoplasmakörper birgt, eine nichtcelluläre Pflanze.

---

[1]) Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Bd. I. Anatomie und Physiologie. Erste Auflage (1881).

Dieser Auffassung sind Schmitz und Andere entgegengetreten. Sie betonten mit Recht, dass Sachs die Existenz der Zelle von der Anwesenheit der Membran abhängig machte, nachdem doch erkannt wurde, dass dieselbe keinen integrirenden Bestandtheil der Zelle bildet, da es ja Zellen gibt, welche zeitweilig oder sogar zeitlebens membranlos sind. Ein Coeloblast oder ein analoges Gebilde reiht sich ziemlich gut in das allgemeine Schema ein; es ist nur die Frage, ob man einen solchen Organismus als eine vielkernige (hautlose oder mit Membran versehene) Zelle oder als eine natürliche Verbindung von ebenso viel hautlosen Zellen [1]) anzusehen hat als Kerne vorhanden sind.

Mit Rücksicht auf die grosse Bedeutung des Kerns für die Zelle und auf den Umstand, dass in der Regel doch nur ein Kern in der Zelle vorhanden ist, scheint es wohl berechtigt, der Zelle überhaupt nur einen Kern zuzusprechen, wenn auch das umliegende Protoplasma nicht individualisirt erscheint. Diese Annahme führt ungezwungen zu der Auffassung, dass die Coeloblasten eine unvollständige innere Differenzirung erfahren haben, eine Gliederung ihres zelligen Körpers, welche auf einer bestimmten Entwicklungsstufe zurückgeblieben ist, vergleichbar einem Ascus, in welchem einkernige Primordialzellen auftreten, umschlossen von einer gemeinschaftlichen Membran, oder vielleicht noch besser, vergleichbar einem Embryosack, in welchem die Endospermanlage noch den Charakter von Primordial-

---

[1]) Unter Zelle ist hier und in vielen anderen ähnlichen Fällen ein Elementarorganismus zu verstehen, der dem Wortsinne nach keine Zelle ist. Man hat oft über diese Nichtübereinstimmung von Wort und Sinn geschrieben, dass es wahrlich nicht nöthig ist, dieses Thema hier wieder anzuschlagen. Nur so viel möchte ich sagen: das Wort Zelle hat im Laufe der Zeit anerkanntermassen einen so bestimmten Sinn erhalten, dass es ganz unnöthig erscheint, für den damit verbundenen Begriff ein anderes Wort zu suchen. Viele andere wichtige Ausdrücke theilen dasselbe Schicksal, z. B. das so oft gebrauchte Wort »Entwicklung«. Dieses Wort bietet uns nur ein unzutreffendes Bild dessen, was es bezeichnen soll. Ein Wort für das, was in der Naturforschung als Entwicklung bezeichnet wird, lässt sich nicht finden. Genug, wir verbinden mit dem Worte einen bestimmten Begriff, und damit erhält der Ausdruck seine volle Berechtigung, selbst dann, wenn der Wortsinn mit dem Begriffe sich nicht deckt.

zellen besitzt, aber noch von einer gemeinschaftlichen Membran umkleidet ist.[1])

Indem man den Kern gewissermassen als das Centrum der Zelle betrachtet, also jeder Zelle nur einen Kern zuspricht, erscheint uns der Bauplan des Pflanzenkörpers wieder vollkommen einheitlich. Es besteht die Pflanze, sofern sie nicht einer Zelle gleichwerthig ist, ganz und gar aus Zellen, und diese besitzen nur einen Protoplasmakörper und höchstens einen Kern, in vielen Fällen ausserdem noch eine Haut.

In ähnlicher Weise definirt auch Flemming[2]) die Zelle, indem er nur noch einige functionelle Charaktere heranzieht (Vermögen des Stoffwechsels, Fähigkeit der Vermehrung durch Theilung, wobei indess ausdrücklich bemerkt wird, dass auch eine jetzt noch thätige Spontangeneration nicht ausgeschlossen ist) und auch die specifischen Plasma-, beziehungsweise Kernstructuren als Attribute dessen, was wir als Zellen zu bezeichnen haben, erklärt.

Bei dieser Fassung des Zellbegriffes, der wohl die meisten Zoologen und Botaniker zustimmen werden, offenbart sich eine grosse Einheitlichkeit im inneren Baue des Organismus. Diese Einheitlichkeit verliert sich in dem Maasse, als wir höher zusammengesetzte Glieder und Organe ins Auge fassen: die Gewebe bieten uns nicht mehr jene Einheitlichkeit dar wie die Zellen, noch weniger die Vegetationsorgane oder die Blüthen und Früchte. Um ein vielleicht nicht unzutreffendes Bild zu gebrauchen, erscheint uns die Pflanze einem complicirten Bauwerk zu vergleichen, welches trotz seiner Säulen, Simse, Wände, Fenster, Dächer, Thüren etc. aus wenigen Arten von Baumaterialien zusammengesetzt ist.

Indem man also von den höchstentwickelten, complicirtesten Theilen der Pflanze hinabsteigt zu den Zellen, erscheint ihr Bau immer einheitlicher. Aber in dem Charakter der Zellen, selbst der jüngsten Meristemzellen, treten uns doch noch beträchtliche Unterschiede entgegen, und man darf annehmen, dass auf noch tieferer

[1]) Wiesner, Anatomie und Physiologie. 3. Aufl. p. 315.
[2]) l. c. p. 72.

Stufe, nämlich im Bauplane der Zelle, eine noch grössere Einheitlichkeit und Uebereinstimmung herrschen wird.

Indem man die von mir aufgestellte Hypothese acceptirt, erscheint die Zelle in allen ihren Theilen auf eine Einheit, auf das Plasom zurückgeführt. Die Plasomen, selbst einer und derselben Zelle, werden zweifellos miteinander in allen Eigenschaften nicht übereinstimmen, aber wir dürfen annehmen, dass sie in ihrer Form und ihrem Baue sich näher stehen werden als die Zellen eines Gewebes oder Organes und dass sie, mögen sie Elemente der Haut, des Plasmas, des Kerns, der Chlorophyllkörner etc. sein, durch gemeinschaftliche Hauptzüge verbunden sein werden, vor Allem durch ihre hier schon mehrfach genannten Grundeigenschaften.

So wird also durch meine Aufstellung das Gesetz von der Einheit im inneren Baue der Pflanze nicht erschüttert; es erhält vielmehr eine noch schärfere Fassung: Das letzte Grundorgan der Pflanze ist das Plasom; es verhält sich zur Zelle wie diese zum Gewebe oder wie das Molecül zum Krystall. Die Zelle setzt sich in allen ihren Theilen aus Plasomen zusammen. Der Organismus ist in allen seinen Theilen ganz und gar aus Plasomen gebaut.

Das Plasom als Träger der erblichen Anlagen. Die Frage der Erblichkeit soll hier nicht aufgerollt und noch weniger die Mechanik der erblichen Uebertragung discutirt werden. Bekanntlich gehört die Lehre von der erblichen Uebertragung zu den schwierigsten Partien der organischen Naturwissenschaften, und obgleich Männer wie Herbert Spencer, Ch. Darwin, Häckel, Weismann und Nägeli mit Aufwand ihrer grossen geistigen Kraft hier thätig eingriffen, so ist doch eine befriedigende Lösung dieses grossen Räthsels des Lebens nicht herbeigeführt worden.[1])

[1]) Eine eingehende und sehr objectiv gehaltene kritische Darstellung aller rgendwie erheblichen Versuche, die Erblichkeit zu erklären, enthält die Schrift von Hugo de Vries, Intracellulare Pangenesis, Jena 1889, auf welche ich im Texte noch zurückkomme.

All' die genannten Forscher und überhaupt alle Naturforscher, welche sich in neuerer Zeit ernstlich mit dieser Frage beschäftigten, nehmen — man muss wohl hinzufügen: selbstverständlich — bestimmte materielle Träger der Erblichkeit an. Aber keiner von ihnen identificirt diese Träger mit irgend einem durch die Beobachtung bekannt gewordenen Gebilde oder mit Wesenheiten, die aus anderen Gründen angenommen wurden; vielmehr sahen sich Alle genöthigt, besondere hypothetische Gebilde als Erblichkeitsüberträger aufzustellen.

Spencer stellt in seinen Principien der Biologie (Bd. I, 1864) als Träger der Erblichkeit die »physiological units« auf, Elemente, welche nach des Autors Ideengange complicirter als die Molecüle, aber einfacher als die Zellen zu denken sind; Darwin in seiner provisorischen Pangenesistheorie (1875) die oftgenannten »gemmules« oder »Keimchen«, welche durch Theilung im Organismus abgeschieden werden sollen; Häckel in seiner Perigenesishypothese (1876) die nicht vermehrungsfähigen, als Molecüle gedachten Plastidulen; Weismann[1]) das Keimplasma; Nägeli das Idioplasma.

Während alle diese hypothetischen Träger der erblichen Anlagen für die Zwecke einer Erklärung der Erblichkeit besonders erfunden werden mussten, führten mich meine Studien über die Elementarstructur und über das Wachsthum der lebenden Substanz von selbst auf die Träger der Erblichkeit. Es fallen dieselben mit den letzten organischen Elementen der lebenden Substanz, mit den Plasomen, zusammen.

Das Plasom, welches sich getheilt hat, ergänzt sich zunächst durch Wachsthum zu einem neuen Theilkörper. Die gestaltenden Kräfte, welche zu diesem Ergänzungswachsthum führen, sind in dem eben durch Theilung entstandenen Plasom schon gegeben. Von der Organisation des eben getheilten Plasoms hängt seine Weiterentwicklung ab, welche durch äussere Einflüsse, durch die Wirkungsweise

[1]) Weismann, Ueber die Vererbung, 1883. Die Continuität der Keimplasmen, 1885. Siehe auch die gedankenreiche Schrift desselben Autors: Ueber die Zahl der Richtungskörperchen, 1887.

der benachbarten Plasomen nur modificirt, aber nicht wesentlich umgestaltet werden kann; mit einem Worte: das eben getheilte Plasom vererbt seine Organisationseigenthümlichkeiten auf sich selbst und, innerhalb weiterer Grenzen, auf seine Descendenten.

Das Plasom erleidet im Gange der ontogenetischen und der phylogenetischen Entwicklung bestimmte Veränderungen.

In der Ontogenese wird es zum grössten Theile in bestimmte Dauerzustände umgewandelt (Dermatosomen etc.), zum geringeren Theile verharrt es im theilungsfähigen Zustande und bildet das Keimplasma, welches, in ausreichender Menge vorhanden, die Anlage eines neuen Pflanzenkeimes bildet. Dieser letztere kann selbst bei den höchstentwickelten Pflanzen auf kurzem Wege (bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung) entstehen und ist dann mit den oben genannten secundären Embryonalzellen identisch (s. oben p. 95); oder er entsteht auf langem Wege durch die normale Zeugung. In diesem Falle ist die ausreichende Menge des Keimplasmas erst in der befruchteten Eizelle zu finden.

Es ist anzunehmen, dass die in der ontogenetischen Entwicklung stets erhalten bleibenden Keimplasomen, aus welchen also das Keimplasma zusammengesetzt zu denken ist, in der phylogenetischen Entwicklung der betreffenden Organismen bestimmte gesetzmässige Aenderungen erfahren. Auf diesen und auf Veränderungen, welche von äusseren Einflüssen ausgehen, beruhen nach dieser Auffassung jene gesetzmässigen Umgestaltungen, welche in den Umgestaltungen der Pflanzen- und Thierarten zum Ausdrucke kommen.

Nach den bisher ausgesprochenen Ansichten sollen die Träger der erblichen Anlagen entweder zerstreut im Organismus vorkommen und durch Transport in den Keim gelangen (Darwin), oder den ganzen Organismus in materiell oder dynamisch verbundenem Zuge durchsetzen (Nägeli), oder endlich, es soll sich die ganze lebende Substanz aus Trägern der erblichen Anlagen zusammensetzen. Diese letztere Ansicht ist von de Vries[1]) zu begründen versucht worden;

[1]) l. c. p. 211, wo es heisst: »Pangenesis nenne ich, abgetrennt von der Hypothese des Keimchentransports durch den ganzen Körper, die Ansicht Darwin's,

sie stimmt mit meiner Hypothese insoferne überein, als ich jedes jugendliche, theilungsfähige Plasom, abgesehen von seinen sonstigen, dem Wachsthum etc. dienenden Eigenschaften, als einen Erblichkeitsüberträger betrachte.[1])

Bemerkungen über das Wesen des Plasoms. Das Plasom wurde durch die früher angegebenen Attribute wohl genügend charakterisirt, allein das Wesen desselben erschöpft sich selbstverständlich nicht in diesen Merkmalen.

Wenn man sich auch manche Thätigkeitsäusserung des Plasoms klar machen kann, z. B. sein Wachsthum, seine Theilungsfähigkeit, so lässt sich, um einstweilen nur von dem Nächstliegenden zu sprechen, über dessen Grösse, Form und innere Structur derzeit fast noch nichts aussagen. Ob seine Grösse in allen Fällen unterhalb des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegt, kann, wie wir gesehen haben, nicht mit Gewissheit ausgesprochen werden. Sind aber die kleinsten wahrnehmbaren Theilkörper Plasomen, so könnte ihnen eine der Kugelgestalt nahekommende Gestalt im ausgebildeten Zustande nicht abgesprochen werden.

Die innere Ausgestaltung des Plasoms ist uns noch völlig unbekannt. In Hinblick auf den mit dem Wachsthumsvorgang verknüpften Assimilationsvorgang und auf die mechanische Function der Theilung kann nicht angenommen werden, dass das Plasom eine gleichartige, den Krystallcharakter besitzende Molecülgruppe sei, wie das Nägeli'sche Micell, vielmehr hat man sich darunter einen

dass die einzelnen erblichen Anlagen in der lebenden Substanz der Zellen an einzelne stoffliche Träger gebunden sind. Diese Träger nenne ich Pangene. . . . . . Intracellulare Pangenesis nenne ich die Hypothese, dass das ganze lebende Protoplasma aus Pangenen aufgebaut ist.«

[1]) In der vorläufigen Notiz über die Elementarstructur (s. oben p. 75) war ich noch im Zweifel darüber, ob die Erblichkeitsüberträger mit den Plasomen zu identificiren oder ob sie als Bestandtheile der letzteren anzusehen seien. Nach reiflicher Ueberlegung bin ich zu der im Texte ausgesprochenen Ansicht gelangt.

Mechanismus zu denken, der während seiner mechanischen Thätigkeit auch chemisch wirksam ist.

Zwischen Atom und Molecül einerseits und Plasom andererseits bestehen zunächst dieselben Unterschiede wie zwischen Anorganismen und Organismen. Der wichtigste Unterschied zwischen beiden liegt darin, dass die Atome und Molecüle unter constanten äusseren Bedingungen unveränderlich und unter allen Umständen unentwicklungsfähig, die Plasomen selbst unter constanten äusseren Verhältnissen veränderlich und entwicklungsfähig sind.

Es wurde schon früher auf die zwingenden Gründe hingewiesen welche vom physikalischen Standpunkte aus gegen die Entwicklungsfähigkeit der leblosen Substanz vorzubringen sind. Ich will hier jene Argumente, welche sich unter physiologischen Gesichtspunkten gegen die von Nägeli behauptete Entwicklungsfähigkeit der Anorganismen ergeben, anführen.

Wenn der Wasserstoff, kraft seiner inneren, angeborenen Entwicklungsfähigkeit, sich im Laufe der Zeit umändert, so dass sein Atomgewicht und überhaupt sein physikalischer Charakter sich umgestaltet, so ist dies ein Process, der der Umgestaltung einer Thier- oder Pflanzenspecies, oder einer Thier- oder Pflanzenform entspricht: es ist eine phylogenetische Umgestaltung, also nicht eine ontogenetische oder individuelle Umformung. Nur in diesem Sinne ist überhaupt der Vergleich einer angenommenen Entwicklung der leblosen Wesen mit der factischen Entwicklung eines Organismus erlaubt. Was ich hier beispielshalber für das Wasserstoffatom und Wasserstoffmolecül gesagt habe, gilt natürlich für jedes chemische Individuum, für die sogenannten Elemente ebenso wie für die höchstzusammengesetzten chemischen Species.

Wie verläuft nun die phylogenetische Entwicklung? Sie ist die Summe continuirlich sich aneinander reihender Ontogenesen oder Einzelentwicklungen. In den aufeinander folgenden Ontogenesen ändern die nach und nach entstehenden Individuen nur unmerklich ab, und erst nach einer mehr oder minder grossen Zahl von Generationen entsteht die neue Form, die neue Species u. s. w.

Die Phylogenese setzt, wie man sieht, zweierlei voraus: die Ontogenese und die Continuität der Ontogenesen.

Während der Organismus — mag man ihn in der kurzen Entwicklung des Individuums oder in der langen Entwicklung des Stammes betrachten — in einem fortwährenden Werden begriffen ist, stirbt der Anorganismus gewissermassen schon im Momente seines Entstehens. Er bleibt, so weit unsere Erfahrungen reichen, unter den gleichen Bedingungen constant.

Indem ich das Bild gebrauche, dass der Anorganismus im Momente seines Entstehens sterbe, habe ich seine Ontogenese eingeräumt. Diese Individualentwicklung ist aber nur zu denken als ein Process, welcher in einem unendlich kleinen Zeitraume vor sich geht. Entstanden, kehrt das Molecül der neugebildeten Substanz in den Zustand der Ruhe, in dem es Jahrhunderte, Jahrtausende verbleiben kann. Aber selbst wenn dieser Process sich oft wiederholen sollte, ist doch der Zeitraum des Entstehens ein verschwindend kleiner, und in keinem Falle stellt sich eine Continuität des Werdens ein wie im Organismus. Und gerade nur in diesem labilen Zustande des Werdens wären specifische Veränderungen möglich.

Man könnte auch die Analogie zwischen dem Werden eines Organismus und dem eines Anorganismus leugnen, und dazu hätte man einiges Recht, denn wenn auch die Zusammenordnung der Atome zu einem Molecüle nicht zeitlos geschieht, so darf man doch annehmen, dass in dem unendlich kleinen Zeitintervall, welcher zur Lagerung der Atome erforderlich ist, dieselbe auch vollständig vollzogen ist, also das Moment der zeitlichen Aufeinanderfolge, welches die Entwicklung charakterisirt, bei der Bildung der Anorganismen fehlt, diese Bildung also keine Entwicklung, sondern ein fast plötzliches Entstehen und Erstarren ist.

Wenn man aber das Sein eines chemischen Individuums als ein unmerkliches Werden auffassen wollte, wogegen indess alle thatsächlichen Beobachtungen sprechen würden; wenn man also behaupten würde, die Stabilität der chemischen Verbindungen ist nur eine scheinbare, sie entwickeln sich wie die Organismen, nur für uns unmerklich,

so könnte man fragen, mit welcher Erscheinung im Reiche der Organismen ist jener Process zu vergleichen, welcher zur Entstehung neuer chemischer Verbindungen (Species) führt? Auf diese Frage lässt sich wohl kaum eine Antwort ertheilen. Von welcher Seite immer man auch die Anorganismen mit den Organismen vergleicht, immer kommt man auf so tief greifende Unterschiede, dass eine einheitliche Auffassung beider nicht möglich ist, und ein blosser Unterschied des Grades zwischen beiden sich nicht constatiren lässt.

Da ich die Mangelhaftigkeit unseres jetzigen Erfahrungswissens und auch unserer Einsicht in das Wesen der Dinge einräume, so wage ich nicht zu behaupten, eine generatio spontanea bestehe nicht oder habe nie bestanden. Aber wenn ich sehe, dass gerade mit dem Fortschreiten unseres Wissens die mögliche Existenz einer Spontanerzeugung in immer weitere Ferne rückt, so scheint es mir derzeit am zweckmässigsten, diese Frage, als derzeit indiscutabel, möglichst bei Seite zu lassen, und das Lebende gleich dem Leblosen als etwas Gegebenes zu betrachten, über dessen Anfang und Ende wir uns noch kein Urtheil bilden können.

Aus dem gleichen Grunde hielt ich es für berechtigt, zum Ausgangspunkte meiner Untersuchungen die Annahme zu machen, dass eine Spontanerzeugung der Lebewesen nicht bestehe.

Alle unsere Erfahrungen betreffen endliche Dinge und endliche Phänomene; sie erlauben keinen Schluss auf das Unendliche. Man kann deshalb nicht mit absoluter Sicherheit behaupten, dass das Leblose seit Ewigkeit bestehe, und ebensowenig darf man die Behauptung wagen, das Lebende habe nie einen Anfang gehabt. Da wir aber immer deutlicher den Unterschied zwischen dem Lebenden und dem Leblosen erkennen und bisher nichts wissen, was uns zu dem Schlusse berechtigen würde, das Lebende könne aus dem Leblosen abgeleitet werden, so müssen wir das Element des Lebenden, das Plasom, als ebenso gegeben annehmen wie das Element des Leblosen, das Atom.

Nur der Wunsch, die Natur einheitlich zu überblicken, drängt uns immer und immer wieder, das Leblose mit dem Lebenden genetisch

zu verknüpfen und eine generatio spontanea anzunehmen. Aber die Fortschritte unseres Wissens, die Vervollkommnung unserer Methoden machen ihre Beweisbarkeit immer unwahrscheinlicher. Es fehlen alle positiven Beweise einer Spontanerzeugung der Organismen, und alle derzeitigen Stützen dieser Hypothese sind blosse indirecte Mittel: die Kant-Laplace'sche Hypothese, die paläontologische Urkunde und der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie. Wenn die Kant-Laplace'sche Hypothese über jeden Zweifel erhaben dastände, so ist die Ableitung der Urzeugung aus ihr doch noch eine gewagte Sache, indem wir bei der Annahme einer generatio spontanea immer nur an jene Lebewesen denken, die wir kennen und die ja sich jenen Verhältnissen angepasst haben, die sie auf unserem Planeten finden. Es wurden organische Verbindungen aufgefunden, welche enorm hohe Temperaturen zu ertragen im Stande sind; es wäre somit nicht unmöglich, dass Plasomen existiren, welche noch bei sehr hohen Temperaturen bestandfähig sind. Es könnte aber auch ein solcher Wechsel der Temperatur im Weltall herrschen, dass auf einer Zahl von Weltkörpern die Existenz von Plasomen und überhaupt von Organismen, welche den gegenwärtig auf der Erde herrschenden Temperaturen angepasst sind, möglich ist, und die sich von dort aus auf andere Weltkörper (z. B. durch Meteoriten) verbreiten und sich dort weiterentwickeln, wo ihr Bestand möglich ist.

Die Herkunft der die Erde bevölkernden Organismen aus fernen Himmelsregionen ist bekanntlich schon von mehreren anderen Seiten angenommen worden, und man hat dagegen eingewendet: damit sei die generatio spontanea nur in fernere Urzeiten zurückverlegt worden. Einen Beweis für die Ewigkeit der lebenden Substanz könnte man selbstverständlich aus der Uebertragung von einem Weltkörper zum anderen nicht ableiten. Wäre diese Uebertragung thatsächlich begründet, so würde dies einen grossen Fortschritt unserer Kenntnisse bedeuten; denn da es uns versagt ist, das Unendliche zu begreifen, so müssen wir damit zufrieden sein, das Endliche in immer grösseren Strecken zu überschauen. Andererseits muss aber doch wieder eingestanden werden, dass die Kant-Laplace'sche Lehre schon ihres

hypothetischen Charakters wegen nicht als ein Beweismittel der Urzeugung gelten kann.

Die derzeitige Kenntniss der paläontologischen Urkunde scheint darauf hinzuweisen, dass das Leben auf unserer Erde einen Anfang genommen habe, mithin ein Ende finden müsse. Aber wenn sie selbst so vollständig wäre, dass man behaupten könnte: die azoischen Schichten bildeten sich in einer Zeit, in welcher noch gar keine Organismen auf der Erde existirten, — eine Behauptung, welche nicht unbedingt zulässig ist, da ja Organismen bestanden haben konnten, welche in den Gesteinen keine Reste hinterliessen — so wäre sie doch nur für die Erde und nicht für das Weltall beweiskräftig.

Auch der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie deutet auf die Endlichkeit der Lebewesen hin; denn mit der fortwährenden Zunahme der Entropie muss schliesslich alles Leben im Weltall verschwinden. Das Ende des Lebens wiese aber auf seinen Anfang zurück, und die Endlichkeit des Lebens käme in diesem berühmten Satze ähnlich wie durch die Schlussfolgerungen der Paläontologen zum Ausdrucke. Nach den bisherigen Discussionen über den zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie zu urtheilen, scheinen aber die letzten Consequenzen derselben doch nicht so über jeden Zweifel erhaben zu sein, dass man in demselben einen indirecten Beweis für die Endlichkeit des Lebens erblicken müsste.

SACH- UND NAMEN-REGISTER.[1]

Abschneidung 83.
Abschnürung 83.
Abspaltung 83.
Adventivsprosse 91.
Ageratum 87.
Agrimonia 167.
Alaun 8.
Albuminate 44.
Aleuron 187.
Algen 76, 115.
Altmann 5, 23, 77—79, 83, 135, 182.
Amer 50.
Amylosomen 185.
Amylum s. Stärkekörner.
Amylumherd 123.
Aneimia 66.
Anisotropie 29, 30.
Anthoceros 232.
Anthoceroteen 122.
Apogamie 90, 106.
Apposition 7, 9, 22, 34, 69, 195, 197, 208, 210, 223, 225, 227.
Archiplasma 266.
Aristolochia 251.
Ascosporen 83, 114, 136.
Askenasy 72, 243.
Assimilation 81, 218, 254.
Atom 50, 275.
Auerbach 182.
Aussenhaut 173.
Autoblast 78.
Bacillus 220.
Baco von Verulam 5.
Bakterien 105, 191, 261.
Bamberger 141.
de Bary 84, 114, 123, 264.
Bastzellen 132, 238.
Batrachier 113.
Befruchtung 104.
Begonia 92, 103.
Behrens 138.
Belzung 184.
Benedict 141.
Bernstein 42.
Berthold 62—65, 179, 253.
Billroth 105.
Bioblast 77—79.
Böhm 207.
Bokorny 150.
Bonnet 112.
Bornetia 69.
Boveri 62.
Brassica 101.
Braun Alex. 123.
Brewster 30.
Brücke 6, 13, 18, 29, 40, 55—59, 74.
Brutknospen 90.
Brutzellen 93, 97.
Bryopsis 179.
Bütschli 66—68, 177, 182, 216, 261.
Buxus 86.
Callus 88, 94, 100.
Calycanthus 91.
Cambiumzellen 95, 153, 196, 226.
Camellia 239.
Capillarattraction 74.
Capillarität 12, 13.
Carbonisirungsverfahren 160, 170.
Cardamine 92, 98, 99.
Carpiden 231.
Carpinus 89.
Caulerpa 109, 268.
Cellulose 8, 138—142, 207, 210.
Cellulosemembran 58, 144, 165, 239.
Ceratonia 31.
Chara 168, 253.
Chlorophyllkörner 114, 116, 118, 121, 134, 183.
Chromatinfäden 135.
Chromatinkörner 62.
Chromatinkugeln 181.
Chromatinsubstanz 62.
Chromatophoren 115, 118, 121, 122, 136.
Chylema 67, 68.
Cladophora 69, 150, 229.
Coccen 105.
Coelenteraten 111.
Coeloblasten 109.
Cohn 106, 123.

[1] Die Autornamen sind in diesem Index durch gesperrten Druck, die systematischen Gattungsnamen durch Cursivschrift ersichtlich gemacht.

Coleus 87.
Colloïde 73, 74.
Coniferin 8, 140, 167.
Conjugation 117.
Copulation 152.
Copuliren 111, 118.
Corchorus 161, 251.
Cotyledon 107.
Cramer 157, 230, 251.
Crüger 159, 167.
Cuticula 31.
Cyclamen 150.
Cystolith 154, 239.
Cytoblast 78.
Cytoblastem 32.
Cytoplasma 71, 75, 151, 229.

Daedalea 164.
Darwin 39, 201, 271, 273.
Dentaria 90.
Derbesia 169.
Dermatoplasma 71, 152.
Dermatosomen 76, 128, 132, 159, 163, 172.
Diamant 8.
Didymocarpus 106.
Differenzirung 83, 116, 228.
Dippel 159, 167.
Doppelbrechung 29.
Duchartre 42.

Eberdt 184.
Ebner, v., 29, 30, 31, 42, 159.
Eiweiss 73, 143—145.
Eiweisskrystalle 22.
Eizellen 95, 116, 231.
Elasticität 12.
Elodea 115, 229, 236.
Embryonalzellen 95, 100.
Endogonidien 112.
Endosperm 99, 114, 133.
Engelmann 250.
Entwicklung 50.
Entwicklungsbewegung 45.
Epidermis 245.
Epithel 244
Equisetum 233.
Erlenstecklinge 87.
Errera 64, 65.
Evolutionswachsthum 221, 254.
Exine 152.

Fadenwerk 177.
Fagus 86.
Farbstoffbläschen 187.
Fasern 20.
Figdor 101, 102, 152.
Fischer, A., 191.
Flachs 141.
Flemming 42, 59, 60, 83, 114, 177, 178, 270.
Fortpflanzung 84.
Fragaria 86.
Fraxinus 89.
Fromann 59, 61, 150, 177, 178.
Froschei 113.
Funaria 229.
Furchung 113.

Gallen 104.
Gallertscheiden 169.
Gameten 104.
Gauss 12.
Gefässe 20.
Gemmules 272.
Generationswechsel 107.
Generatio spontanea 82, 277.
Gerbstoff 150.
Gerbstoffbläschen 118, 187.
Gesneraceen 106.
Gloeocapsa 69.
Globoide 187.
Glycine 89.
Goldfussia 154, 239.
Granula 77.
Guignard 59.
Gymnogramme 229.

Haberlandt 109, 155, 250.
Häckel 271.
Hansen 94, 95.
Hanstein 109, 229.
Hartwegia 115, 236.
Hauptmolecül 108.
Hefe 120, 127, 185, 262.
Heinricher 144.
Heitzmann 59, 177.
Helianthus 131, 136, 176.
Helminthocladia 136.
Hielscher 106.
Hodges 141.
Hofmann 141.
Hofmeister 167.
Holzgummi 8.
Holzstoffreactionen 140.
Holzsubstanz 140.
Hyacinthus 92.
Hyaloplasma 175.
Hydrodictyon 85, 135.
Hygroplasma 44, 46.
Hyoscyamus 188.
Hypocotyl 107, 108.
Idioplasma 43—50, 270.
Imbibition 26, 27, 41.
Innenhaut 173.
Interfilarmasse 179, 189.
Intussusception 7, 9, 34, 69, 195—197, 208, 209, 227.
Iridium 51.
Irmisch 108.
Isogameten 116.
Juniperus 88.
Jute 141, 161.
Juxtaposition 9, 21, 195.

Kabsch 106.
Kant 82, 278.
Kartoffel 94, 152, 171.
Karyokinese 120, 121, 135, 166, 181, 229.
Keimchen 272.
Keimkörper 112.
Keimplasma 95, 97, 272.
Kekulé 1, 4, 73, 74.
Kern 114, 117, 120, 126, 133, 181, 236, 266.
Kernkörperchen 22.
Kernstructur 61.
Kienitz-Gerloff 138, 148, 149, 152.
Klebs 144, 169, 217, 224, 229, 239, 241, 249.
Knochenwachsthum 196, 225.
Knospen 112.
Kny 115.
Koch 93.
Krabbe 159, 162, 174, 224, 230, 242, 250.
Krasser 145.
Krystall 7, 28, 79, 203, 237.
Krystallbläschen 118, 187.
Krystallisation 22, 73.
Krystalloide 22, 79, 187.
Kupfer 59.

Lamarck 9, 194, 195, 221.
Laplace 82, 278.
Laubknospen 119.
Laubmoose 92.
Laubsprosse 119.
Lebermoose 92, 122, 152.
Leitgeb 70, 148, 152, 232.
Leukoplasten 125.
Libriformfasern 134.
Lilium 90.
Linaria 108.
Liriodendron 86.
Loew 150.

Löwenzahn 91, 93, 112.
Lonicera 89.
Luerssen 138.
Lukjanow 135, 182.
Lycopodium 233.

Mais 133.
Maisfibrin 146.
Marchantia 92, 103.
Maxwell 17, 52, 53.
Membran 58. 120.
Mesocarpus 249.
Meyen 253.
Meyer, Arthur, 184.
Meyer, Loth., 5.
Micell 7, 26, 27.
Mikosch 115, 131, 148, 176, 185.
Mikroorganismen 78.
Mittellamelle 173.
Mohl, H. v., 20, 51, 165, 227, 267.
Molecül 7, 41, 52, 130, 275.
Molecülverbindung 8.
Molecularkräfte 54.
Molecularphysik 54.
Molecularstructur 6, 54.
Molisch 157.
Moose 92.
Müller, Hugo, 141.
Müller, N. J. C., 225.
Mycelium 86.

Nägeli 5, 22, 24—55, 73, 74, 115, 123, 158, 197, 212, 271.
Nemalion 136.
Neomeris 156.
Netzwerk 177.
Neubildung 83.
Neumann 12.
Noll 142, 169, 240, 253.
Nutation 246.

Oberhautzellen 95.
Oculiren 119, 152.
Oedogonium 155, 229, 249.
Oleander 224, 225, 242.
Organisation 1, 41, 55, 56, 73.
Orobanche 93, 109.
Oscillaria 265.
Osmium 51.
Osmunda 233.

Paeonia 89.
Palla 251.
Pappel 86, 89, 91.
Pasteur 81.
Periderm 103.
Perinium 70, 152, 198, 232.
Periode, grosse, 204.
Pfeffer 40, 57, 138, 249.
Pfitzer 224.
Pfitzner 135, 181.
Pflanzengallen 104.
Pflüger 74.
Pfropfen 102.
Phylogenese 51.
Physiological units 272.
Phytelephas 161.
Pilze 76, 132, 161, 164.
Pinus 88.
Plasmakörnchen 180, 188.
Plasmastructuren 59, 60, 67, 178.
Plasmatosomen 75.
Plasom 75, 76, 128, 130, 177—192, 237, 271.
Plastiden 75, 78, 83, 118, 121, 125, 131.
Plastidulen 272.
Plateau 12, 64—66.
Platin 51.
Polioplasma 174.
Pollenschlauch 104, 251.
Polypen 110, 111, 112.
Polyporus 147, 164.
Postgeneration 113.
Prantl 138.
Preissia 152.
Primordialzellen 114, 165, 167.
Pringsheim 123, 155, 165, 166, 239.
Proteïnkörner 187.
Prothallium 108.
Protits 188.
Protonema 97.
Protoplasma 126.
Protozoen 66, 111.
Prunus 188.
Pyrenoide 122, 136.

Quellung 26, 27, 41.

Ranke 42.
Rauber 42.
Rechinger 89, 94.
Regel 51.
Reichl 146.
Riccia 152, 232.
Richter 154.
Ricinus 188.
Roux 113, 127.
Ruheperioden 51.

Saccharomyceten 191, 262.
Sachs 39, 72, 200, 213, 240, 268.
Saftbläschen 118.
Saftperiderm 140.
Samenknospe 99.
Sanio 227.
Saprolegnia 179.
Schacht 227.
Schelling 3.
Schichtung 31, 32, 74, 158, 162.
Schimper 70, 79, 116, 117, 184, 197.
Schizomyceten 191.
Schizophyten 76, 78, 261.
Schleiden 20, 23, 56, 81, 268.
Schmarotzer 100.
Schmitz 59, 61, 68, 69, 110, 114—117, 122, 123, 135—137, 166, 179, 229, 243, 253, 269.
Schulze, Max, 21, 59, 250.
Schwärmsporen 117.
Schwann 5, 20, 45, 56, 212, 268.
Schwarz, Emil, 183.
Schwarz Frank, 133, 182.
Scilla 92.
Sclerotium 86.
Scott 265.
Selaginella 87.
Siphoneen 156.
Siphonocladus 110.
Skatol 146.
Solms-Laubach 224.
Spaltung 14.
Spannungszustände 30.
Sparmannia 252.
Spencer 271.
Spermatozoiden 104.
Sphaerocarpus 232.
Spirogyra 117, 150, 224.
Spongien 111.
Sponia 192, 252.
Spontanerzeugung 80.
Sporen 97.
Sporenhaut 70.
Sprossung 83.
Stachys 180.
Stärke 206.
Stärkekörner 119, 124, 183.
Stärkeplastiden 125.
Stahl 109.
Steckling 86, 91.
Stereoplasma 44, 46.
Stoffwechsel 51.
Strasburger 59, 61, 69, 71—74, 114, 158, 159, 166, 182, 223, 230, 240, 253.

Streifung 32, 33, 74, 158, 162.
Streptocarpus 106.
Stricker 61.
Suberin 140.
Sylibum 176.
Symbiose 105.
Symphoricarpus 249.
Symplasma 47, 148.

Tagma 41.
Tangl 47, 147, 151.
Taraxacum 91, 101, 112.
Taxus 224.
Theilung, innere, 85, 120.
Thyllen 157.
Tieghem, van, 41, 220.
Tolypothrix 265.
Tracheiden 167.
Tradescantia 125.
Traube 7.
Traube'sche Zellen 10, 208, 209, 210.
Tremella 31.
Tulpenbaum 86.
Turgor 240.
Tyrosin 147.

Undulationshypothese 3.
Urena 252.
Urzeugung 82.

Vacuolen 118, 185, 186.
Valonia 110.
Vanillin 8, 140, 147.
Vaucheria 109, 179, 223, 268.
Vegetationszelle 97, 100.
Verdickungsschichten 173.
Vermehrungszelle 97, 100.
Verwachsung 102, 231, 232.
Vicia 200.
Viola 244.
Virchow 81.
Voechting 94—96.
Vollzellbildung 97.
Vorkeim 97.
Vries, de, 185, 214, 240, 271.

Wachholder 88.
Wachsen 194.
Wakker 109, 187.
Wasserstoff 51, 62.
Weide 86, 91.
Weinstock 89.
Weismann 271.
Went 185.
Werminski 187.
Whewell 1, 4.
Wille 155.
Wismuth 52.
Wolf, C. F., 267.
Würmer 111, 112.
Wundholz 103.
Wundkork 103.
Wundt 42.

Zacharias 168.
Zea 176, 179, 180.
Zellbildung, freie, 14, 114.
Zellhaut 127, 137, 238.
Zellsaft 175.
Zelltheilung 114.
Zerstäubungsverfahren 160.
Zeugungsverlust 90.
Zimmermann 77, 125.
Zygnema 169, 224, 229, 240, 249.

BERICHTIGUNGEN.

Das auf p. 52 stehende Citat aus Maxwell's Theorie der Wärme schliesst erst auf p. 53, 9. Zeile von oben.

p. 129, 13.	Zeile	von unten	lies:	vom Typus statt von Typen.
« 132, 17.	«	« «	«	Dermatosomen statt Dermatosome.
« 134, 15.	«	« oben	«	anderen fibrosen statt andere fibrose.
« 140, 11.	«	« unten	«	ester statt reste.
« 158, 2.	«	« oben	«	angehören statt sein.
« 170, 10.	«	« unten	«	Bastzellen statt Bartzellen.
« 182, 10.	«	« «	«	Lukjanow statt Ljukanow.
« 237, 4.	«	« oben	«	eigenthümlichen statt eigenen.

DRUCK VON FRIEDRICH JASPER IN WIEN.